QE
881
.A141
1914
VPAL

QE
881
A141
1914
ANTH

Die vorzeitlichen Säugetiere

Von

O. Abel

Mit 250 Abbildungen im Text und 2 Tabellen

Smithsonian Institution
JUL 30 1915
232648
National Museum

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1914

Alle Rechte vorbehalten

Vorwort.

Unter den verschiedenen Forschungszweigen der Biologie hat in den letzten fünfzig Jahren vielleicht kein anderer so außerordentliche Fortschritte wie die Paläozoologie gemacht. Ein ungeheures Heer vorzeitlicher Formen ist in diesem Zeitraume entdeckt worden, und in dem Maße, als sich die Museen mit den Überresten von Tieren aus vergangenen Zeiten der Erdgeschichte füllten, hat sich auch die Arbeitsmethode der Paläontologen wesentlich geändert. Während früher das Ziel der paläontologischen Forschung in dem bloßen Katalogisieren der verschiedenen Formen, ihrer Einreihung in das »System« und in der Feststellung ihres geologischen Alters erblickt wurde, ist in den letzten dreißig Jahren das Bestreben immer mehr in den Vordergrund getreten, die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der einzelnen Arten, Gattungen, Familien und Ordnungen zu ermitteln und die Wege zu verfolgen, auf denen sich die Entwicklung von niederen Formen zu höheren vollzogen hat und noch immer vollzieht.

Unter dem großen Heer vorzeitlicher Arten haben die Wirbeltiere immer mehr an Interesse gewonnen, seitdem man erkannt hat, daß die fossilen Überreste dieser Tiergruppe vor allen anderen dazu geeignet sind, die Wege der stammesgeschichtlichen Entwicklung zu verfolgen und die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen aufzudecken. Die lebende Tierwelt liegt auf dem in der Gegenwart gezogenen Querschnitt durch den Stammbaum des Tierreiches; morphologische Vergleiche der lebenden Formen untereinander und die Verfolgung ontogenetischer Prozesse im Embryonalleben konnten uns zwar in groben Zügen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Gattungen, Familien und Ordnungen aufklären, aber das Endergebnis blieb die hypothetische Rekonstruktion einer Ahnenform, die niemals ein greifbares Bild von der wirklichen Ahnenform liefern konnte.

Nur historische Dokumente können uns über die Geschichte eines Volkes überzeugende Beweisstücke liefern, und das Gleiche gilt für die Geschichte der Tierwelt. Während aber viele historische Dokumente aus der Geschichte der Wirbellosen mit Ausnahme der Gliedertiere, Stachelhäuter und der Korallen schwer zu entziffern sind, verschiedene Deutungen zulassen und mitunter so verwischte oder undeutliche Schriftzüge aufweisen, daß ihr Wert sehr herabgesetzt wird, sind uns in den Knochen und Zähnen der vorzeitlichen Wirbeltiere so wertvolle und leicht lesbare historische Dokumente erhalten geblieben, daß wir einen tiefen Einblick in den Entwicklungsgang dieses großen Stammes gewinnen konnten, der sich fast mit jedem neuen Funde noch vertieft und erweitert.

Unter den vorzeitlichen Wirbeltieren stehen die Säugetierreste obenan, was den Reichtum und Erhaltungszustand der historischen Dokumente betrifft. Wir sind heute über die Geschichte der meisten Säugetierstämme nicht nur in den Grundzügen orientiert, sondern wir sind auch imstande, Einzelheiten aus ihrer reichen Geschichte, wie Wanderungen aus den Entstehungszentren in benachbarte Gebiete, Aufblühen und Niedergang einzelner Stämme, Einflüsse äußerer Faktoren auf die Gestaltung des Skelettes und des Gebisses usw. nicht nur hypothetisch zu erschließen, sondern an der Hand der historischen Dokumente Schritt für Schritt zu verfolgen.

Es liegt in der Natur dieser historischen Forschung begründet, daß trotz des großen Umfanges unserer Kenntnisse von historischen Dokumenten noch immer große Lücken vorhanden sind. Aber die paläozoologische Forschung schreitet so rasch vorwärts, daß fast jedes Jahr die Ausfüllung größerer Lücken in der Stammesgeschichte der Säugetiere bringt und unsere Kenntnisse von der genetischen Entwicklung dieses Stammes immer mehr erweitert und von Jahr zu Jahr fester gefügt werden.

Seit längerer Zeit ist der Versuch nicht unternommen worden, die Ergebnisse der Forschung auf dem Gebiete der vorzeitlichen Säugetiere in abgerundetem Bilde einem größeren Kreise zu erschließen. Wohl sind in einzelnen Handbüchern aus neuerer Zeit dem Fachmanne die Errungenschaften der Forschung über die Säugetiere der Vorzeit zugänglich gemacht worden, aber eine übersichtliche und allgemein verständliche Darstellung dieser Fragen hat bis heute gefehlt.

Diese Lücke soll das vorliegende Buch ausfüllen oder wenigstens auszufüllen versuchen.

Ich bin mir wohl bewußt, daß die Darstellung in vielen Teilen die Kenntnis der lebenden Säugetiere in hohem Maße voraussetzt, namentlich was die Elemente des Skelettes betrifft. Sollte aber das Ziel erreicht werden, in nicht zu weitem Rahmen eine Schilderung der vorzeitlichen Säugetiere zu entwerfen, so durfte nicht allzuweit in Einzelheiten eingegangen werden, welche erst eine Einleitung in die Kenntnis vom lebenden Tiere bilden würden.

Das wichtigste Mittel zur Einführung in all diese Fragen ist eine gute bildliche Darstellung. Ich habe mich bemüht, so weit als möglich diesem Gesichtspunkte Rechnung zu tragen und eine sorgfältige Auswahl der Abbildungen zu treffen, die freilich immer noch nur einen verschwindend kleinen Ausschnitt aus der Formenfülle darstellt, welche das große Heer der vorzeitlichen Säugetiere darbietet. Ich hatte mich in dieser Hinsicht des weitesten Entgegenkommens des Herrn Verlegers Gustav Fischer zu erfreuen, wofür ich ihm meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

Möge dieses Buch allen jenen, die einen Einblick in die Vorgeschichte des Säugetierstammes gewinnen wollen, zeigen, daß auf diesem Gebiete in den letzten Jahrzehnten eine Reihe wichtiger Erfolge erzielt worden ist, auch in solchen Fragen, die noch vor kurzer Zeit hartnäckig einer Lösung getrotzt haben.

Wien, den 20. Januar 1914.

O. Abel.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 1

Die erhaltenen Überreste der fossilen Säugetiere 4

Der Erhaltungszustand der vorzeitlichen Säugetierreste . . . 12

Die wichtigsten Fundorte größerer vorzeitlicher Säugetierfaunen 14

Europa 14

Asien 16

Afrika 18

Nordamerika 19

Südamerika und Australien 22

Die ältesten Säugetierreste 25

Die Einreihung der vorzeitlichen Säugetiere in das System der lebenden Säugetiere 27

Übersicht der vorzeitlichen Säugetiere 35

A. Die Säugetiere ohne Placenta (Eplacentalia) 35

B. Die Säugetiere mit Placenta (Placentatiere) 48

Die vorzeitlichen Raubtiere 57

Die vorzeitlichen Wale 81

Die vorzeitlichen Xenarthra oder zahnarmen Säugetiere Südamerikas . . . 99

Die vorzeitlichen Nomarthra (die zahnarmen Säugetiere der alten Welt) . . 116

Die vorzeitlichen Nagetiere 117

Die vorzeitlichen Huftiere 121

Die Stammgruppe der Huftiere (Protungulata) 142

Die vorzeitlichen Paarhufer 149

Die ausgestorbenen Amblypoden 187

Die vorzeitlichen Klippschliefer (Hyracoidea) 189

Die erloschenen Embrithopoden 190

Die vorzeitlichen Rüsseltiere (Proboscidea) 191

Die vorzeitlichen Sirenen 213

Die erloschenen Huftierstämme Südamerikas 218

Die vorzeitlichen Unpaarhufer 234

Die erloschenen Ancylopoden 253

Die vorzeitlichen Herrentiere (Primaten) 254

Aufstieg, Blüte und Niedergang der Säugetierstämme 269

Sachregister 283

Verzeichnis der abgebildeten Gattungen und Arten 305

Einleitung.

Das Mittelalter der Erde, das die Geologen als die mesozoische Epoche bezeichnen, war das Zeitalter der unumschränkten Herrschaft der Reptilien. Auf dem Festlande lebten pflanzenfressende und fleischfressende Kriechtiere, und beide erreichten Körpergrößen, die früher oder später von keinem Angehörigen einer anderen Tierklasse wieder erreicht worden sind, wie die gigantischen pflanzenfressenden Dinosaurier Diplodocus und Brontosaurus und die riesigen Raubdinosaurier Megalosaurus, Allosaurus und Tyrannosaurus. In den Lüften schwebten sehr verschiedengestaltige Flugsaurier, unter denen die Gattung Ornithodesmus aus der unteren Kreideformation der Insel Wight eine Flügelspannweite von fünf Metern und die Gattung Pteranodon eine solche von achteinhalb Metern besaßen. Während somit auf dem Festlande und in der Luft die mesozoischen Reptilien Dimensionen erreichten, mit denen sich kein Vogel und kein Säugetier der Jetztzeit auch nur entfernt messen kann, ist doch aus dem Stamm der Säugetiere das größte Meerestier hervorgegangen, von dem wir Kenntnis besitzen, der Blauwal, dessen größte Exemplare eine Länge von fast dreißig Metern aufweisen; die größten Meeresreptilien der mesozoischen Zeit, die Mosasaurier, stehen an Größe selbst mit ihren größten nordamerikanischen Formen, die fünfzehn Meter kaum erreichten, weit hinter dem lebenden Riesen unter den Walen zurück.

Während die Reptilien zur Trias-, Jura- und Kreidezeit in hoher Blüte standen, die nicht nur in der Ausbildung von Riesenformen, sondern in einer sehr bedeutenden Formverschiedenheit und Formenmannigfaltigkeit zum Ausdrucke kommt, haben die Säugetiere in diesem langen Zeitraume der Erdgeschichte eine ganz untergeordnete Rolle gespielt. Alles, was wir von Säugetieren aus dem Mittelalter der Erde bis zur oberen Kreide kennen, sind sehr kleine Formen, meist von Spitzmausgröße. Unterkieferreste sind fast das Einzige, was von diesen kleinen Tierchen erhalten blieb.

Während des ganzen, nach menschlichen Begriffen ungeheuer langen Zeitraums, der von dem ersten Auftreten der Säugetiere in der oberen Trias bis zur oberen Grenze der Kreideformation reicht, haben sich die Säugetiere nicht zur Blüte entfaltet, und wir müssen annehmen, daß dies infolge ungünstiger Lebensverhältnisse für sie nicht möglich war. Die klimatischen Verhältnisse können kaum eine entscheidende Rolle als Hemmschuh der Säugetierentwicklung gespielt haben; die einzige Erklärung bleibt noch immer die überragende Bedeutung der im Mittelalter der Erde dominierenden Reptilien, welche ein gedeihliches Aufblühen der kleinen Säugetiere durch beständige Verfolgung behinderten.

An der oberen Grenze der Kreideformation vollzieht sich eines der merkwürdigsten Ereignisse der Erdgeschichte. Viele bisher in hoher Blüte stehenden Reptilienstämme verschwinden scheinbar mit einem Schlage; die landbeherrschenden Dinosaurier, die meeresbewohnenden Mosasaurier und Plesiosaurier und die luftbeherrschenden Pterosaurier sterben aus. Aber überall regt sich neues Leben; die bis dahin ganz unterdrückten Säugetiere bevölkern in großen Mengen das Festland; mit erstaunlicher Raschheit zweigt sich Ast auf Ast vom Hauptstamme der Säugetiere ab, und schon im unteren Eozän ist ein großes Heer der verschiedengestaltigsten Säuger vorhanden, das sich mit wachsender Schnelligkeit zu immer steigender Blüte entfaltet.

Das Hauptgebiet der Säugetiere ist seit altersher das Festland. Aber schon im Mitteleozän treffen wir die ersten Meeressäugetiere an, die sich als Wale und Sirenen rasch entwickeln und in verschiedene Äste spalten; der später abgezweigte Stamm der Robben hat niemals eine größere Rolle gespielt. Mit den vielgestaltigen Stämmen der Meeresreptilien können sich die marinen Säugetiere nicht vergleichen, wenn auch aus dem Stamme der Wale die größten Meerestiere aller Zeiten hervorgegangen sind.

Auch der Luftraum ist niemals eine Domäne der Säugetiere geworden; die Fledermäuse haben den Vögeln, die das Erbe der Pterosaurier antraten, niemals ihre Herrschaft streitig machen können.

Dieser merkwürdige und scheinbar plötzliche Übergang von der Reptilienherrschaft zur Säugetierherrschaft hat seit jeher die Aufmerksamkeit der Paläontologen und Geologen auf sich gezogen. Die an diesen Übergang geknüpften Erwägungen haben nun vor einigen Jahren einen deutschen Geologen, G. Steinmann in Bonn, zu einem höchst abenteuerlichen Lösungsversuch dieses

Problems geführt. Nach Steinmann sollen die verschiedenen Reptilienstämme am Ende der Kreideformation nicht erloschen sein, sondern die großen Dinosaurier sollen sich in die großen Landsäugetiere der Tertiärzeit, die Ichthyosaurier in Delphine, die Mosasaurier in Bartenwale, die Plesiosaurier in Pottwale, die Flugsaurier in Fledermäuse usf. »verwandelt« haben. Leider sind diese Träume eines Geologen nichts weiter als ein »cauchemar de fantoche« und können nicht ernstlich diskutiert werden, da sie auf die von der vergleichenden Anatomie festgestellten fundamentalen Bauunterschiede der verglichenen Formen keine Rücksicht nehmen. So bleibt die Tatsache zwar nach wie vor bestehen, daß mehrere große Reptilienstämme an der Wende vom Mittelalter zur Neuzeit der Erde erloschen sind und die Säugetiere ihr Erbe antraten, aber es bleibt auch das Problem der Ursache dieses plötzlichen Aussterbens nach wie vor ungelöst. In welchem Ausmaße größere klimatische Veränderungen und damit eine durchgreifende Umwandlung der äußeren Lebensbedingungen, ferner Nahrungsmangel und vor allem epidemische Krankheiten an dem Aussterben der Reptilienstämme mitgewirkt haben, ob diese Faktoren allein entscheidend waren oder ob nicht auch die Frage einer Degeneration der Stämme infolge hochgradiger und einseitiger Spezialisation aufzuwerfen ist, all dies entzieht sich vorläufig einer entscheidenden Beurteilung.

Es scheint übrigens, als ob der eigentümliche Eindruck eines plötzlichen Absterbens mehrerer großer Reptilienstämme an der oberen Grenze der Kreidezeit durch ein zufälliges Zusammentreffen des voneinander ganz unabhängigen Aussterbens verschiedener Stämme zu erklären sei. Lassen wir die Geschichte der Wirbeltiere an unseren Augen vorüberziehen, so begegnen wir zu den verschiedensten Zeiten der Erdgeschichte aufblühenden, blühenden und absterbenden Stämmen. So sind die merkwürdigen und in ihren verwandtschaftlichen Beziehungen noch nicht klar erkannten verschiedenen Stämme der Panzerfische der Devonformation fast gleichzeitig verschwunden; die Stegocephalen überschreiten nicht die obere Grenze der Triasformation; die Familie der Meerkrokodile erlischt im oberen Jura; die Familie der Ichthyosaurier stirbt nicht an der oberen Grenze der Kreide, sondern schon in der Mittelkreide aus, nachdem sie in der Unterkreide eine weltweite Verbreitung von Europa bis Neuseeland und von Nordamerika bis Patagonien erreicht hat; die gewaltigen Anomo-

dontier, flußpferdartig lebende Reptilien der Permformation, erlöschen in der oberen Trias, und so ließen sich diese Beispiele noch erheblich vermehren.

Auch unter den Säugetieren begegnen wir sehr auffallenden Verschiedenheiten im Aufblühen, in der Blütezeit und im Niedergang der einzelnen Stämme. Die einst überaus formenreiche Gruppe der Huftiere hat mit Ausnahme der Hohlhornträger oder Cavicornier ihre Blütezeit längst hinter sich; die Blüte der Unpaarhufer fällt in das Eozän und die später aufblühenden Unpaarhuferstämme wie die Pferde, Nashörner und Tapire sind mit einziger Ausnahme des Hauspferdes in entschiedenem Niedergang begriffen. Nur die Herrentiere, Nagetiere, Paarhufer, Landraubtiere, Delphine und Fledermäuse können als heute noch in Blüte stehende Stämme der Säugetiere gelten, während alle übrigen Stämme ihre Blütezeit überschritten haben und sich bereits im Niedergange befinden, soweit sie nicht nur mehr durch wenige Arten in der Gegenwart vertreten sind und als »lebende Fossilien« in die Jetztzeit hereinragen, wie das Schnabeltier und die Schnabeligel, ein Gegenstück zu der merkwürdigen Brückenechse Neuseelands, die uns wie ein Überbleibsel der permischen Kriechtierwelt anmutet.

Die erhaltenen Überreste der fossilen Säugetiere.

Der Paläozoologe hat vor allem die Aufgabe, die Geschichte der Tierwelt zu enträtseln und die Zusammenhänge der einzelnen Arten, Gattungen, Familien und Ordnungen aufzudecken. Auf keinem Gebiete der Paläozoologie sind so schöne Erfolge wie in der Paläontologie der Säugetiere erzielt worden. Dies ist dadurch bedingt, daß fossile Säugetiere in verhältnismäßig sehr großer Zahl bekannt sind und vor allem dadurch, daß die in den Erdschichten erhaltenen historischen Dokumente aus der Geschichte der Säugetiere relativ wertvoller sind als dies in anderen Gruppen des Tierreiches der Fall ist. Die erhaltenen Dokumente bestehen so wie bei den übrigen fossilen Wirbeltieren fast ausschließlich aus den der Verwesung und späteren Zerstörung in den Gesteinen trotzenden Hartteilen, den Knochen und Zähnen. Von der überwiegenden Mehrzahl fossiler Säugetiere sind die Zähne, sehr häufig sogar nur die Zähne bekannt. Während aber z. B. fossile Fischzähne und Zähne von Reptilien nicht ausreichen, einen tieferen Einblick

in die Verwandtschaftsbeziehungen der betreffenden Form zu gewinnen und häufig nicht einmal hinreichen, um eine Gattung sicher zu erkennen, sind die Zähne der Säugetiere von ungleich höherem morphologischem Werte. Die mannigfachen Änderungen des Kronenbaues, die durch die verschiedene Nahrungsweise bedingt sind und ein sicheres Wiedererkennen der einzelnen Formen in der größten Mehrzahl der Fälle ermöglichen, gestatten uns, sehr genaue Einblicke in den Werdegang der einzelnen Stämme und ihre Geschichte zu erhalten. Die schrittweise Spezialisation, die uns im Säugetiergebiß entweder in der Reduktion der Zahnzahl oder ihrer Vermehrung, ferner in der Komplikation des Kronenbaues oder in der Vereinfachung der Wurzeln entgegentritt, setzt uns in die Lage, einen Einblick in die Geschichte der Säugetiere zu erhalten, der uns bei dem Fehlen der fossilen Gebisse unmöglich wäre, weil die übrigen Skeletteile in geschlossenen Stämmen nur selten so durchgreifende Änderungen wie das Gebiß aufweisen. Von großem Werte für geschichtliche Vergleiche ist ferner der Bau des Schädels. Wir besitzen zwar von diesen keine so große Zahl wie von Gebissen, aber die erhaltenen Reste sind von entscheidender Bedeutung für die Feststellung der genetischen Zusammenhänge. Auch die Veränderungen des Gliedmaßenskeletts sind für die Erforschung der verwandtschaftlichen Verbände der Säugetiere von Bedeutung, während die Wirbel, Rippen usf. nur in untergeordnetem Maße zur Entscheidung dieser Fragen herangezogen werden können. Wir sind durch den Vergleich der von fossilen Pferden überlieferten Gliedmaßenreste in die Lage gesetzt, die Verkümmerung der Seitenzehen Schritt für Schritt zu verfolgen und können auf diese Weise die einzelnen Entwicklungsstufen des Pferdestammes genau verfolgen; ein analoger Fall liegt bei der südamerikanischen Huftierfamilie der Proterotheriiden vor; im allgemeinen bieten uns jedoch Gliedmaßenreste allein keine ausreichende Grundlage für die Erforschung der Geschichte der einzelnen Familien, während uns ein Vergleich der Gebisse in klarer Weise die Geschichte der Stämme enthüllt.

Die Erhaltung der Knochen ist durch die Umstände des Todes und des Fossilisationsprozesses bedingt. Wo eine ganze Fauna durch Eruptionen vernichtet und an Ort und Stelle von vulkanischen Aschen eingehüllt wurde, treffen wir die Skelette in ebenso ungestörter Lage an wie die Menschenskelette in der Asche

von Pompeji. Solche Katastrophen haben sich im Tertiär und in der Eiszeit häufig ereignet und zwar sind namentlich in Nordamerika zu wiederholten Malen und zu verschiedenen Zeiten große Mengen von Säugetieren durch vulkanische Katastrophen vernichtet worden. Ebenso liegen auch die Skelettreste in ungestörter Lage, welche Eiszeittieren angehören, die in der Steppe zugrunde gingen und von dem Steppenstaub, dem Löß, verweht wurden, wenn der trockene Winterwind den eingetrockneten Hochwasserschlamm der großen Ströme aufwirbelte, forttrug und über die

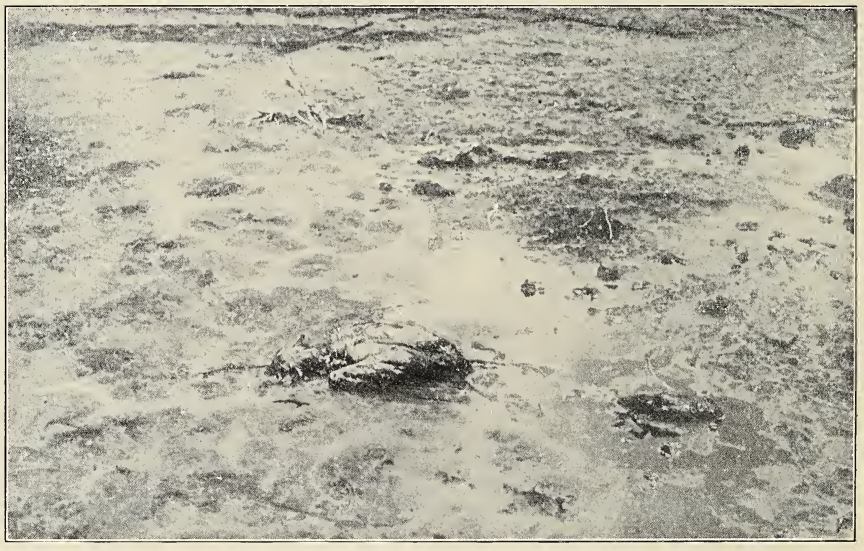


Fig. 1. Eine Stelle der Erdwachsfalle am Rancho La Brea in Kalifornien, an der zwei Vögel verendeten, deren Leichen zum Teil in das weiche Erdwachs eingesunken sind. (Nach J. C. Merriam, 1911.)

weiten Steppen streute. Auch in den Braunkohlenlagern der Tertiärzeit und den Torfmooren der Eiszeit sind die Skelette fast immer noch in ihrem ursprünglichen Zusammenhang erhalten. Wo jedoch die Kadaver der verendeten Tiere einige Zeit freilagen und den Raubtieren und Aasfressern eine willkommene Beute waren, da wurden auch an den Stellen, wo die Tiere verendeten, ihre Reste auseinandergerissen und verschleppt. In Kalifornien bildete ein Erdwachssumpf, der Rancho La Brea, in der Eiszeit eine wahre Tierfalle, in der zahlreiche Säugetiere verendeten, und noch heute gehen mitunter verschiedene Tiere in ihr zugrunde (Fig. 1). Merriam hat diese Erdwachsfalle ausgegraben,

und fand in ihr (Fig. 2) Mäuse, Eichhörnchen und Kaninchen als Vertreter der kleineren Säuger; unter den größeren fand er den Präriewolf, Riesenwolf, Bären, einen säbelzähnigen Tiger (Smilodon californicum), eine Löwenart (Felis atrox), einen Wisent, Mammute (Elephas Columbi?), Gravigraden (Paramylodon nebrascense), Pferde (Equus pacificus) und Kamele. Unter den Vögeln überwiegen die Raubvögel weitaus, und aus der Art der wirren Vermengung der Knochen ist zu schließen, daß sie an dem Leichenfelde wieder-

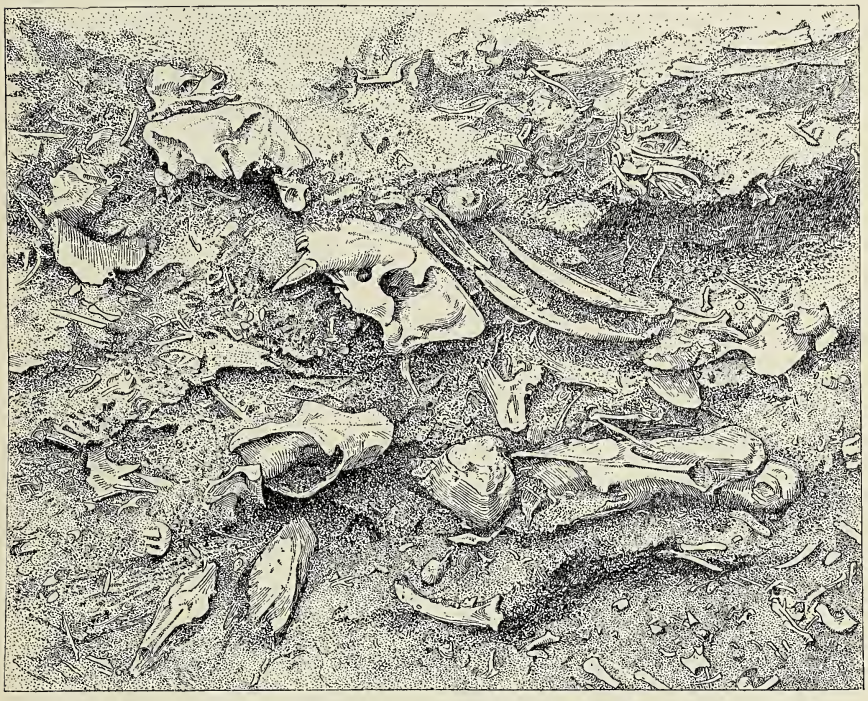


Fig. 2. Freigelegtes Knochenlager im Erdwachssumpf des Rancho La Brea in Kalifornien mit zahlreichen Schädeln von Säbelzahntigern, vier großen Wolfsschädeln, zwei Schädeln des Steppenwolfs, einem Pferdeunterkiefer usw. (Nach J. C. Merriam, 1911.)

holt reiche Mahlzeit hielten, aber dabei auch sehr häufig in dem zähen Erdwachs haften blieben und den Tod fanden.

Wenn in der Jetztzeit der Kadaver eines Landsäugetiers oder eines Meeressäugers von den Wogen an den Strand gespült wird, so wird das Skelett in hohem Maße zerstört, und zwar verrichtet die Brandung den Hauptteil des Zerstörungswerkes, das durch die Aasfresser des Meeres fortgesetzt und vollendet wird. Daraus erklärt es sich, daß in den Ablagerungen der tertiären Meere

nur höchst selten vollständige Skelette aufgefunden werden; meist trifft man in den tertiären Meeresstrandbildungen nur vereinzelte Skelettreste wie Kieferstücke und andere Schädelteile, abgebrochene Zähne, isolierte Wirbel und Rippenbruchstücke, gerollte Gliedmaßenknochen usw. an.

Die gleichen ungünstigen Erhaltungsbedingungen bieten auch die Felsspalten, in welchen sich während der Tertiärzeit und Quartiärzeit Reste von Säugetieren angehäuft haben. Solche Felsspalten finden sich in den Kalkgebieten der Rauhen Alb, des Schweizer Juragebirges, des Quercy in Frankreich, im dalmatinischen Karst usw.; obgleich sich in diesen Spalten sehr verschiedene Tierreste erhalten haben, deren Reste für die Geschichte der Säugetiere in Europa von hohem Werte sind, so sind es doch fast immer nur vereinzelte Zähne und Knochentrümmer, die erhalten geblieben sind.

Günstiger sind die Erhaltungsbedingungen für die in Höhlen zugrunde gegangenen Eiszeittiere; aber auch hier trifft man die Skelettelemente sehr häufig nicht mehr in ihrem ursprünglichen Verbande an, und zwar namentlich an Stellen, wo die Kadaver Aasfressern zur Nahrung dienten, wo Höhlenwässer die auf dem Höhlenlehm und in demselben liegenden Knochen durcheinanderschwemmten und mitunter weit von dem Platze liegen ließen, wo das Tier verendet war. Überhaupt sind überall dort, wo durch starke Strömungen Kadaver und Skelette verschwemmt wurden, wie in Pikermi in Attika, die Skelette sehr stark zerstört, und nur selten trifft man in diesen roten unterpliozänen Tonen Attikas, welche die vom Pentelikon in die Ebenen herabgeschwemmte Terra rossa darstellen, weniger zerstörte Skelette an.

So sehen wir, daß vollständigere Skelette vorzeitlicher Säugetiere eigentlich zu den Seltenheiten gehörten. Da in Nordamerika in der Eozänzeit ausgedehnte vulkanische Eruptionen an vielen Stellen die Tierwelt vernichteten, so sind hier die Skelette besser erhalten als dies irgendwo in gleichzeitigen Ablagerungen Europas der Fall ist. Ebenso günstig waren die Erhaltungsbedingungen im Miozän Patagoniens; Fälle, in denen Säugetiere in Waldsümpfen, Mooren, Salzsümpfen oder »Schotts«, Erdwachslagern usw. stecken blieben, verendeten und an Ort und Stelle »fossil« wurden, gehören nur zu den Ausnahmen.

Nur äußerst selten sind von fossilen Säugetieren außer den Hartteilen des Körpers auch Weichteile erhalten geblieben. Dies ist der Fall bei den Funden sibirischer Eiszeittiere, die sich entweder

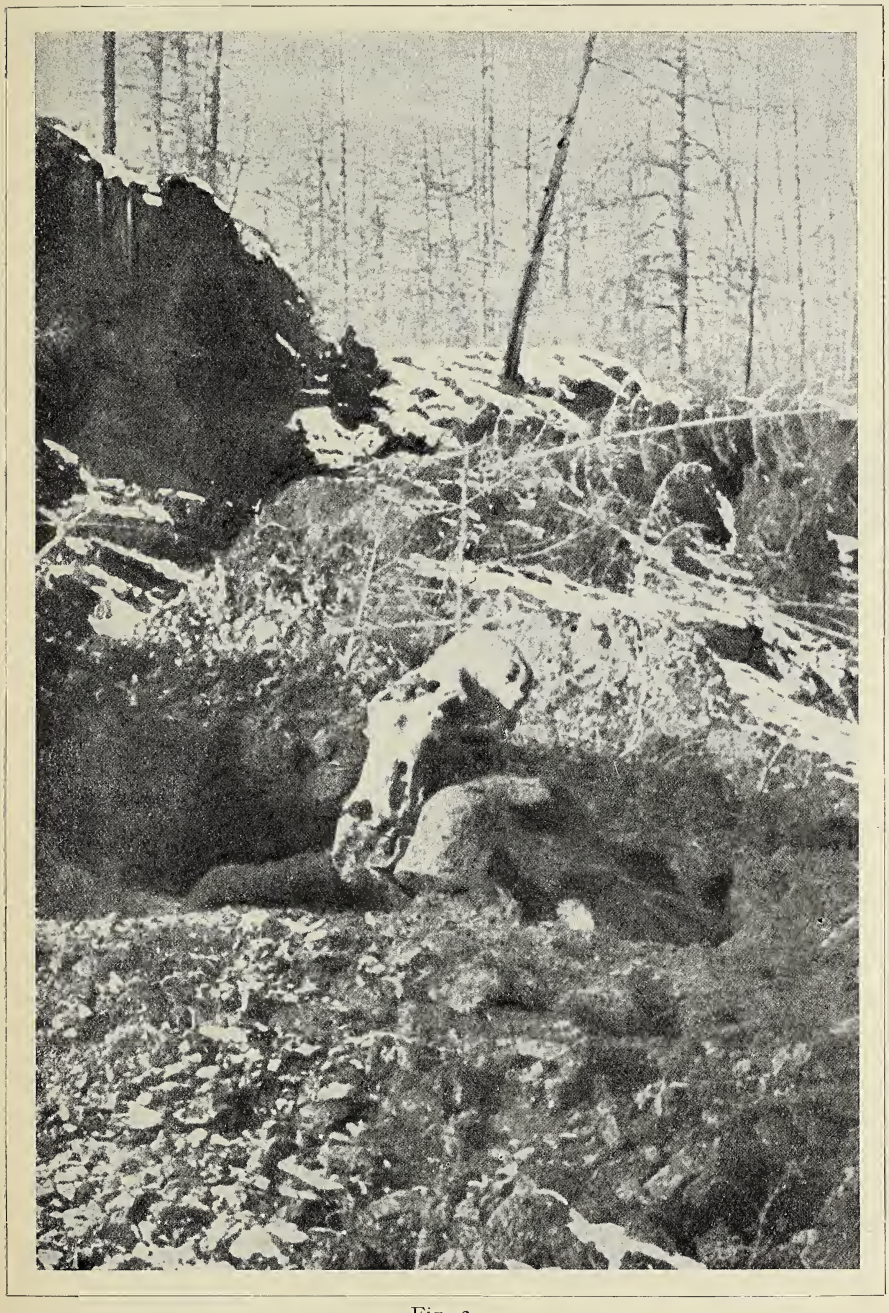


Fig. 3.

Kadaver des im Eisboden an der Kolyma-Beresowka in Sibirien eingefrorenen Mammuts, das 1902 von einer Expedition der Kaiserl. Russischen Akademie der Wissenschaften in St. Petersburg unter der Leitung von Dr. O. Herz ausgegraben wurde. (Nach einer Photographie von O. Herz.)

im Eisboden eingefroren finden wie das 1799 entdeckte Mammut und das 1902 an der Kolyma-Beresowka in Sibirien ausgegrabene Exemplar (Fig. 3) oder in Eishöhlen erhalten blieben wie in der Höhle von Nishne Udinsk am Nordabfall des Sajangebirges, wo der Boden ständig eine Temperatur von — 4,8° C besitzt. Bei diesen eingefrorenen Kadavern von Mammut (Elephas primigenius), den wollhaarigen Nashörnern (Coelodonta antiquitatis und Coelodonta Merckii), sowie bei den Wisentresten sind Muskeln, Sehnen, Hörner, Haut und Fellreste erhalten, ja es sind sogar meist die Augäpfel, Zunge, der Magen und sein halbverdauter Inhalt noch frisch

Fig. 4. Der Kadaver des jungen Rhinoceros antiquitatis aus der Erdwachsgrube von Starunia in Galizien. (Nach E. L. Niezabitowski, 1911.)

geblieben, so daß die Wölfe an den auftauenden Kadavern der vor etwa 30000 Jahren verendeten Tiere ihren Leichenschmaus halten können. Auch in der Erdwachsgrube von Starunia in Galizien hat man ein junges Nashorn (Fig. 4) noch mit Haut, aber ohne Haare gefunden; der Kadaver eines in derselben Erdwachsgrube ausgegrabenen jungen Mammuts war ebenfalls gut erhalten, und es fanden sich auch zahlreiche Haare im Erdwachs, das die Leiche umschloß. Derartige Funde gehören jedoch zu den größten Seltenheiten, ebenso wie die in einer argentinischen Höhle (bei Ultima Speranza) erhaltenen Fellreste von Grypotherium domesticum, einem ausgestorbenen Gravigraden der Eiszeit (Fig. 5).

Fig. 5. Fellrest des Grypotherium domesticum aus einer Höhle bei Ultima Speranza in Patagonien, $^1/_6$ der natürlichen Größe; *A* = Außenseite, *B* = Innenseite des Fellstückes. (Nach A. S. Woodward.)

Manchen wichtigen Aufschluß über das Aussehen und die Körperhaltung einiger eiszeitlicher Säugetiere verdanken wir den Zeichnungen der Eiszeitmenschen an den Wänden der von ihm bewohnten Höhlen Frankreichs und Spaniens. Außerdem sind mehrere Skulpturen aus jener Zeit erhalten, welche verschiedene Tiere wie Mammut, Pferd usw. darstellen. Aus diesen Darstellungen konnten wir entnehmen, daß die allgemeine Gestalt und normale Kopfhaltung des Mammuts eine andere war, als dies in den bisherigen paläontologischen Rekonstruktionen angenommen worden war; eine sorgfältige Prüfung hat die Richtigkeit dieser prähistorischen Darstellungen ergeben, so daß nunmehr die Rekonstruktion des Mammuts im Vergleiche zu den älteren Rekonstruktionsversuchen ein wesentlich verschiedenes Bild zeigt.

Der Erhaltungszustand der vorzeitlichen Säugetierreste.

Die Knochen der vorzeitlichen Säugetiere unterscheiden sich in ihrem Erhaltungszustande in höherem oder geringerem Grade von jenem der jetztzeitlichen Säugetiere. In früherer Zeit hielt man allgemein daran fest, daß der Unterschied eines »fossilen« Knochens von einem »rezenten« darin bestehe, daß der erstere an der Zunge kleben bleibe, der letztere dagegen nicht. Da aber auch Knochen aus historischer Zeit mitunter so porös sind, daß sie an der Zunge haften bleiben, viele fossile dagegen nicht, so legt man gegenwärtig diesem in früherer Zeit für entscheidend angesehenen Verhalten der fossilen Knochen keinen Wert bei. Das »Klebenbleiben« an der Zunge beruht auf der Tatsache, daß bei einem Knochen, der seit langer Zeit im Humus, Lehm, Schotter usw. lag, der Knochenknorpel ausgelaugt oder in stickstoffärmere Substanzen übergeführt worden ist, wodurch er poröser wurde als ein frischer Knochen.

Das »Fossilwerden« eines Knochens besteht im wesentlichen auf einer allgemeinen Abnahme der organischen Substanz und wird von einer Abnahme des Calciumkarbonats gegenüber dem Calciumphosphat begleitet. Die organische Substanz wird hauptsächlich durch Wasser und Luft, die anorganische durch Wasser und die darin gelösten Salze vernichtet.

Der Leimgehalt fossiler Knochen ist häufig durch kohlensauren oder schwefelsauren Kalk ersetzt; der Fluorgehalt fossiler

Knochen ist im allgemeinen höher als bei rezenten, doch schwankt dieser Prozentsatz (1—4 %) sehr nach der verschiedenen Beschaffenheit des Gesteins, in dem der Knochen eingebettet liegt.

Die »Versteinerung« eines Knochens wird durch das Eindringen mineralischer Lösungen bewirkt, die entweder organischen Ursprungs sind und aus dem Kadaver des verendeten Tieres stammen oder anorganischen Ursprungs sind. Mineralische Lösungen organischen Ursprungs führen meist zur Ablagerung von Schwefelkies an und in den Knochen, wie dies bei Knochen aus den Kongerienschichten des Wiener Beckens, Walresten aus dem Miozän von Antwerpen usw. der Fall ist.

Die Härte fossiler Knochen schwankt sehr beträchtlich. Einzelne sind derart verfestigt, daß sie beim Anschlagen mit dem Hammer einen hellen Ton geben; andere sind so mürbe und brüchig, daß sie bei der leisesten Berührung zu Pulver zerfallen. Meist sind Knochen aus Tonen und tonreichen Gesteinen sehr hart und fest, wenn der Ton nicht zu stark von Wasser durchfeuchtet ist; in lockeren Sanden und Schottern und ebenso in lockeren Lehmen, im Höhlenlehm und im Löß sind die Knochen meist außerordentlich mürbe und bedürfen einer sorgfältigen Konservierung, indem sie entweder mit einer Schellaklösung getränkt oder in Leimwasser gekocht werden müssen.

Die Farbe der fossilen Säugetierknochen schwankt vom reinen Weiß bis zum tiefen Schwarz und kann alle Farbenstufen über gelb, rotbraun und braun durchlaufen. Knochen aus lockeren Gesteinen, und zwar aus hellgefärbten Sanden und Sandsteinen, Schottern und Konglomeraten, sowie aus gelblichen Tonen und Lehmen, ebenso aus dem Löß, sind in der Regel hellgelb, ockerfarben bis lichtbraun und meist rostfarbig getont; in dunkleren Sanden sind die Knochen entsprechend dunkler und in schwarzen Sanden (wie in den tiefschwarzen Pectunculus-Sanden von Antwerpen) tiefschwarz. In dunklen, blauen oder grünen Tonen (z. B. in den sarmatischen Tonen und im Kongerientegel des Wiener Beckens) sind die Knochen dunkelbraun bis schwarz. Rein weiß sind die Knochen aus weißen Kalksteinen (z. B. aus der unteren Mokattamstufe Ägyptens bei Kairo und aus einzelnen nordamerikanischen Tertiärbildungen, sowie aus dem Unterpliozän von Samos). In vulkanischen Tuffen sind die Knochen häufig dunkel gefärbt.

Die Zähne vorzeitlicher Säugetiere sind gleichfalls sehr ver-

schieden gefärbt; meist zeigen die Wurzeln bräunliche, der Kronenschmelz häufig bläuliche Farbentöne. Von Weiß und Weißblau angefangen, finden sich alle Farbentöne von Gelb, Braun, Grau und Schwarz bei fossilen Säugetierzähnen; ockerfarbige Zähne sind jedoch sehr selten.

Die wichtigsten Fundorte größerer vorzeitlicher Säugetierfaunen.

Die Überreste mesozoischer Säugetiere sind außerordentlich selten, und wir kennen bis heute keinen ergiebigen Fundort. Seit den Funden in der Trias Schwabens sind mehr als ein halbes Jahrhundert, seit den letzten Funden im Jura Englands und Nordamerikas viele Jahrzehnte verflossen. Hingegen werden fast von Jahr zu Jahr neue und wichtige Fundplätze tertiärer und eiszeitlicher Säugetierfaunen entdeckt.

Europa. Die ältesten Säugetierfundorte im europäischen Tertiär liegen auf französischem Boden bei Cernays (in der Nähe von Reims), doch sind an diesem Fundort seit langer Zeit keine neuen Nachgrabungen veranstaltet worden. Das europäische Eozän ist im Vergleiche mit Nordamerika äußerst arm an Säugetierresten; verhältnismäßig ergiebig waren nur die bohnerzhaltigen Felsenspalten in den Jurakalken der Schweiz und Schwabens, sowie im Quercy in Frankreich. Die meisten Fundorte sind indessen heute entweder ausgebeutet oder sind nicht zugänglich, so daß von den Bohnerzfundorten nur noch Egerkingen eine reichere Quelle geblieben ist, wo das Basler Museum die Grabungen fortsetzt.

Zur Zeit C. G. Cuviers, also am Anfange des neunzehnten Jahrhunderts, lieferten die Gipsgruben des heute unter dem Großstadtpanzer von Paris begrabenen Montmartre die Grundlage für die monumentalen »Recherches sur les ossemens fossiles« Cuviers. Sie sind seit langem außer Betrieb und als Fundort zu streichen.

Die mitteleozänen Fundorte Europas haben bis heute noch keine größere Säugetierfauna geliefert; was aus dieser Zeit bekannt ist, besteht nur aus vereinzelten Zufallsfunden. Auch das europäische Obereozän ist sehr arm an Säugetierresten, und fast die einzigen erhaltenen Dokumente aus dieser Zeit sind die Funde aus den mitteleuropäischen Bohnerzspalten.

Auch die älteren Oligozänbildungen Europas sind arm an Säugetierresten; zu den reicheren Fundorten gehören verschiedene

Fundorte im Mainzer Becken, wo zahlreiche Skelette von Halitherium Schinzi ausgegraben worden sind. Die aquitanischen Bildungen (Oberoligozän) haben an zahlreichen Stellen Säugetierreste geliefert, und da und dort sind auch solche Reste in größerer Zahl ausgegraben worden; mit dem Reichtum der nordamerikanischen Alttertiärbildungen können sich jedoch die europäischen nicht im entferntesten messen.

Die gleichen Verhältnisse herrschen auch noch im europäischen Miozän. Aus dieser Zeit liegen zwar zahlreichere Reste vor, aber sie sind an keinem Fundorte in größeren Mengen ausgegraben worden. Da es sich meist um Reste aus marinen Bildungen handelt, so gehören vollständigere Skelette aus dieser Zeit in Europa zu den größten Seltenheiten. Verhältnismäßig reich ist das europäische Miozän an Resten von Meeressäugetieren und zwar steht unter diesen Fundorten Antwerpen an erster Stelle, wo anläßlich der Fortifikationsanlagen in den Jahren 1861 bis 1863 ungeheure Mengen von Walresten aufgeschlossen wurden, die in Wagenladungen nach Brüssel geschafft wurden. Durch die neuerlich in Angriff genommene Erweiterung der Antwerpener Festung stehen neue reiche Funde obermiozäner Wale in Aussicht.

Erst im Unterpliozän Europas gibt es Fundstellen von Säugetieren, die sich mit den hervorragendsten amerikanischen Fundorten messen können. Der berühmteste Fundplatz einer reichen Säugetierfauna ist Pikermi in Attika, wo auf engem Raume viele tausend Tierleichen beisammenliegen; bis jetzt scheint die Fundstelle unerschöpflich zu sein. Der neuerdings entdeckte Fundort Drazi auf Euboea und die seit längerer Zeit bekannten Fundstellen auf Samos reihen sich an zweiter Stelle an.

Die in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts ergiebig gewesenen Fundstellen beim Belvedere in Wien sind teils ausgebeutet, teils durch das Übergreifen der Großstadt auf dieses Gebiet der ehemaligen Vororte Wiens weiteren Grabungen verschlossen worden. Die Funde an anderen unterpliozänen Fundstellen Österreichs sind nur Zufallsfunde.

In Frankreich sind die Gegenden von Lyon, Cucuron und Mont Lebéron (Vaucluse) ergiebigere Fundstellen von unterpliozänen Säugetieren, ebenso Concud (Teruel) in Spanien. Die jüngere Pliozänfauna Europas ist am vollständigsten aus dem Arnotal in Toscana und aus der Auvergne bekannt; die übrigen Funde geschehen nur gelegentlich, und es ist kaum möglich, mit Aussicht

auf Erfolg irgendwo systematische Nachgrabungen anzustellen. Gelegentlich wird ein neuer, mitunter reicher Fundort, wie bei Bolgardi in Ungarn, entdeckt und sofort ausgebeutet und ist nachher aus der Liste der noch fließenden Quellen unserer paläontologischen Kenntnis zu streichen.

Die Plistozänbildungen Europas sind verhältnismäßig sehr reich an Säugetierresten. Freilich sind auch diese Funde meistens nur Zufallsfunde; aber es gibt eine große Zahl von Fundstellen, die noch nicht oder doch nur zum geringsten Teile ausgebeutet sind. Die reichsten Funde verdanken wir Ausgrabungen in verschiedenen Höhlen Mitteleuropas; andere Fundstellen, an denen in letzter Zeit größere Funde gemacht wurden und die in der Literatur vielfach genannt werden, sind Taubach bei Weimar, Mauer bei Heidelberg, Mosbach bei Mainz u. v. a. Der reiche Fundort Hundsheim in Niederösterreich ist, wie so manche andere, bereits ganz ausgebeutet. Im Jahre 1910 sind in Belgien sehr große Mengen eiszeitlicher Säugetiere bei Kanalgrabungen entdeckt worden, und eine noch immer unerschöpfliche Fundgrube ist die submarine Doggerbank zwischen England und Deutschland.

Asien. Asien ist namentlich in seinen zentralen Teilen noch zu wenig erforscht, als daß wir beurteilen könnten, ob wir für alle Zeit auf Dokumente über die alttertiären Säugetierfaunen aus diesem Weltteil verzichten müssen. Erwägen wir, daß erst am Anfange dieses Jahrhunderts in den nächsten Umgebungen der uralten Kulturstätten Unterägyptens überaus reiche Säugetierfaunen erschlossen worden sind, von denen früher keine Spur außer wenigen Sirenenresten und Urwalresten bekannt war, so dürfen wir die Hoffnung nicht aufgeben, bei weiterem Fortschreiten der Durchforschung Asiens wichtige Aufschlüsse über die tertiären Säugetierfaunen dieses Kontinents zu erhalten. Einstweilen wissen wir über die Geschichte der Säugetiere Asiens im Alttertiär nichts; die ältesten Funde von Säugetieren gehören dem oberen Oligozän Ostindiens an, wo in den oberen Narischichten der Bugti Hills und Murree Hills in der letzten Zeit sehr merkwürdige und namentlich durch bedeutende Größe auffallende Angehörige einer Fauna entdeckt wurden, welche der sogenannten Anthracotheriumfauna Europas zu entsprechen scheint. Die unteren Siwalikschichten von der Insel Perim, von Sind, aus den Bugti Hills, der Salt Range, den Pabbi Hills, Siwalik Hills und von Burma beherbergen eine reiche und vielgestaltige Säugetierfauna, die

miozänen Alters sein dürfte. Die oberen Siwalikbildungen Ostindiens gehören dem Pliozän an und enthalten zahlreiche Säugetierreste. Aus dieser Zeit kennen wir auch von Maragha in Persien und aus China reiche Säugetierfaunen; namentlich scheinen die chinesischen Pliozänbildungen sehr reich an Resten zu sein, soweit wir dies aus der beträchtlichen Menge fossiler Zähne und Knochen

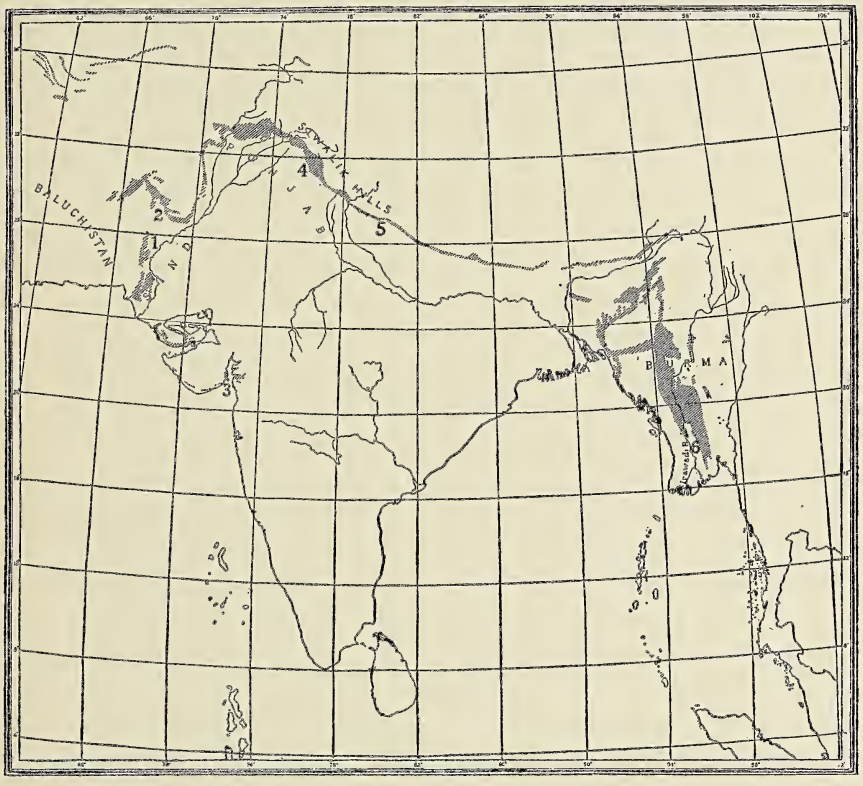


Fig. 6. Die Verbreitung der wichtigsten säugetierführenden Tertiärbildungen Ostindiens (schraffierte Gebiete).
1. Manchhar-Beds. 2. Bugti Hills. 3. Perim-Insel. 4. Punjab-Siwalik-Beds. 5. Subhimalayische Siwalik-Beds. 6. Schichten am unteren Irawadi.
(Nach R. D. Oldham.)

erschließen können, die als »Drachenzähne« und »Drachenknochen« einen sehr begehrten medizinischen Handelsartikel bilden. Im Jahre 1885 wurden an allen Hafenplätzen Chinas, wie aus einem Berichte der Kaiserlich chinesischen Zollbehörden hervorgeht, im ganzen 350 Piccul oder 20 Tonnen fossiler Zähne und Knochen verladen. Freilich dürfte hierbei ein und dasselbe Quantum mehr-

mals in Rechnung gestellt sein, aber trotzdem läßt sich aus dieser Ziffer ein Schluß auf die große Menge fossiler Säugetierreste aus dem Tertiär und Quartär Chinas ziehen, die in einem Jahre auf den Markt gelangen. Leider sind diese Reste für die Wissenschaft meist verloren; wir besitzen im Vergleiche zu den großen Mengen der in den chinesischen Handel gebrachten fossilen Reste nur relativ wenig in den europäischen Sammlungen, und nur das Münchener Museum ist durch die Spende von K. A. Haberer, der China 1899 bis 1901 bereiste, in den Besitz einer größeren Sammlung gelangt, welche Max Schlosser 1903 in mustergültiger Weise beschrieb.

In den letzten Jahrzehnten haben die den knochensammelnden Chinesen seit langer Zeit bekannt gewesenen fossilreichen Tuffe am Kendengflusse in Java, in denen E. Dubois den berühmten Pithecanthropus erectus fand, eine große Menge von quartären Säugetierresten geliefert.

Afrika. Aus Afrika waren bis zum Ende des 19. Jahrhunderts mit Ausnahme ganz unbedeutender miozäner Funde von Nordafrika und etwas reicherer quartärer Faunen aus demselben Gebiete fast keine fossilen Landsäugetiere bekannt. Erst durch die im großen Stile in Angriff genommenen und durch längere Zeit fortgesetzten Grabungen in Unterägypten sind namentlich bei Kairo und im Fayûm nördlich vom Moeris-See (Birket-el-Qurun) große Mengen alttertiärer und jungtertiärer Säugetierreste gesammelt worden, die uns unerwartete Aufschlüsse über die Geschichte der Rüsseltiere, Wale und Sirenen, sowie über die eigentümliche Gruppe der Klippschiefer und viele andere Fragen Aufschluß gegeben haben. Die Funde jüngerer Faunenelemente aus Ägypten sind bis jetzt einstweilen nur Zufallsfunde geblieben, wie die Fundplätze der untermiozänen Säugetiere bei Moghara (nordwestlich von Fayûm). Etwas reichhaltiger sind die Fundstellen des Natrontales in Ägypten, wo zahlreiche mittelpliozäne Reste entdeckt wurden. Vielleicht wird die neuentdeckte Fundstelle am Victoria-Nyanza-See, an der bisher ein primitives, sehr kleines Dinotherium ausgegraben wurde, eine weitere ergiebige Quelle für die Kenntnis der vorzeitlichen Säugetierwelt Afrikas werden, von der wir heute leider nur sehr lückenhaft unterrichtet sind. Erwägen wir jedoch, daß in Deutsch-Ost-Afrika erst vor wenigen Jahren ein unerschöpflich scheinender Fundplatz riesiger Kreidedinosaurier entdeckt wurde und daß auch aus der Kapkolonie

und aus dem belgischen Kongogebiet neue Wirbeltierfunde gemeldet werden, so dürfen wir hoffen, daß im Boden dieses großen Kontinents die Antworten auf zahlreiche offene Fragen der Säugetierpaläozoologie noch begraben liegen und eines Tages zu unserer Kenntnis gelangen werden.

Nordamerika. Die Ausgrabungen fossiler Säugetierreste in den Tertiärschichten Nordamerikas sind für unsere Kenntnisse von den vorzeitlichen Säugetieren von der größten Bedeutung geworden. Die großen Erfolge, welche die Erforschung Nordamerikas auf diesem Gebiete aufzuweisen hat, beruhen zum größten Teile auf den ungewöhnlich günstigen Erhaltungsbedingungen der nordamerikanischen Säugetierreste, welche sich mit den gleichalterigen Resten aus Europa an Zahl und Schönheit der Erhaltung kaum vergleichen lassen. Der Grund hierfür liegt darin, daß die meisten Alttertiärbildungen Nordamerikas auf ganz andere Weise entstanden sind als die Alttertiärschichten Europas. Wie sorgfältige petrographische Untersuchungen der letzten Jahre gezeigt haben, ist die Hauptmasse der Eozänschichten des westlichen Nordamerikas vulkanischer Natur. Ungeheure Massen vulkanischer Aschen setzen die mitteleozänen Bridger Beds zusammen und ebenso sind die Washakie-Beds, Torrejon-Beds, Wasatch-Beds, John Day-Beds und wahrscheinlich auch andere, noch nicht genauer untersuchte Schichten aus verfestigten vulkanischen Aschen (Tuffen) mit schwachen Zwischenlagen von Mergeln, Kalken, Konglomeraten usw. aufgebaut. Diese Aschen sind die Produkte gewaltiger Eruptionen, welche sich zu verschiedenen Zeiten ereignet haben und dabei gleichzeitig hunderte und tausende von Tieren plötzlich vernichtet haben. Diesen wiederholten Katastrophen an verschiedenen Stellen des westlichen Nordamerikas verdanken wir die Erhaltung größerer Ausschnitte aus der jeweils lebenden Säugetierfauna, als dies bei den in normaler Weise fossil gewordenen Säugetierresten des europäischen Alttertiärs der Fall ist. So finden wir z. B. im Bridger-Basin in Nordamerika an der Basis einer mächtigen Tuffschichte von 140 m Stärke (die ganze Serie der Bridger-Beds umfaßt eine Tuffmasse von 550 m Mächtigkeit) viele Tausende von wohlerhaltenen Tierleichen. Da sich diese vulkanischen Katastrophen im westlichen Nordamerika während des älteren Tertiärs häufig wiederholt haben, so erhalten wir aus den Resten der jeweils vernichteten Tierwelt nicht nur ein ziemlich vollständiges Bild von den einzelnen Faunen, sondern auch sehr wertvolle Aufschlüsse

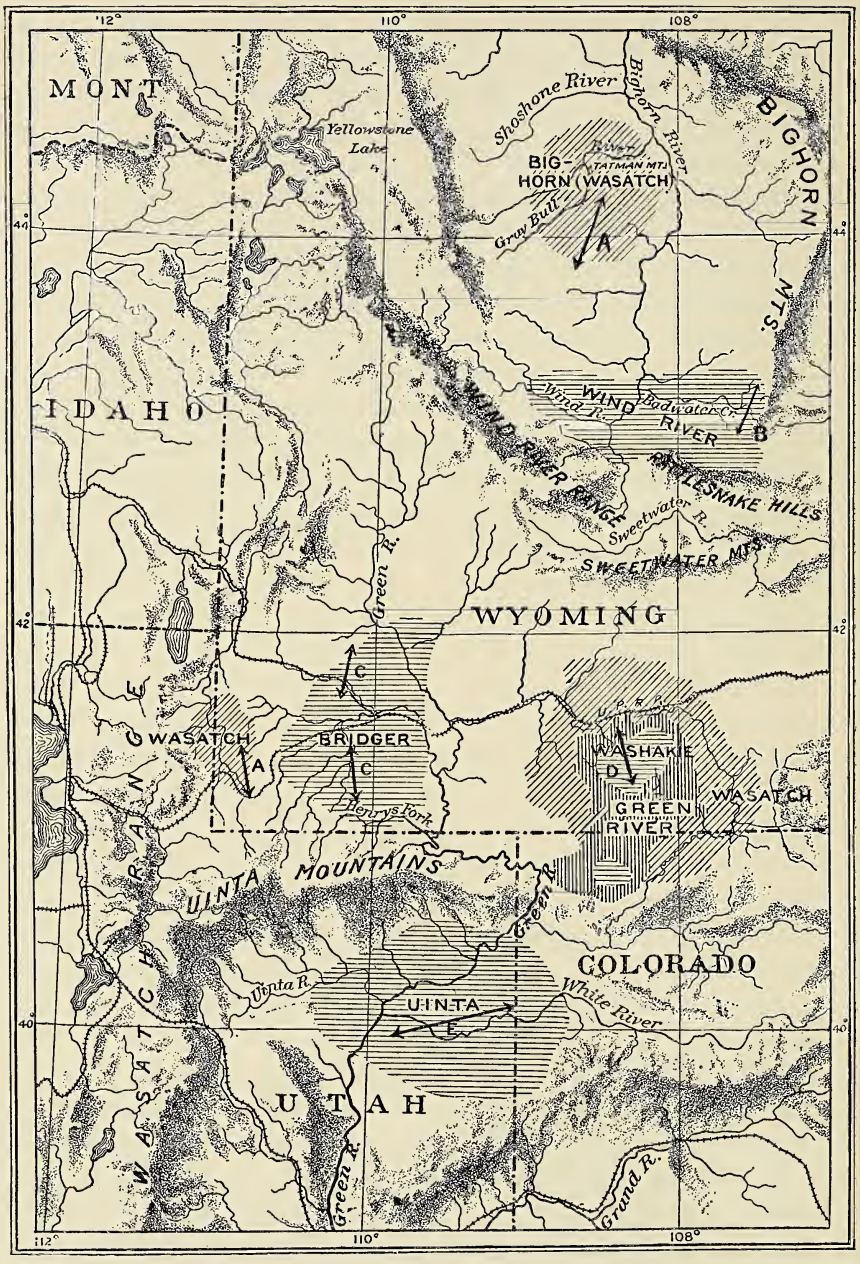


Fig. 7. Das Kerngebiet der nordamerikanischen Eozänablagerungen.
Untereozän: Wasatch (schräge Linien) Mitteleozän: Bridger und Washakie
Wind River (horizontale Linien) (horizontale Linien).
Green River (vertikale Linien). Obereozän: Uinta (horizontale Linien).
(Nach H. F. Osborn, 1910.)

über die genetischen Zusammenhänge zwischen den aufeinanderfolgenden Faunen in der Alttertiärzeit.

So günstig die Verhältnisse liegen, um über die Geschichte der alttertiären Säugetierfaunen Nordamerikas ein Bild zu gewinnen, so ungünstig werden sie im jüngeren Tertiär. Die Fundorte der jüngeren Faunen liegen sehr verstreut über ein weites Gebiet, und die Ausschnitte aus der Säugetierwelt der jüngeren Tertiärzeit Nordamerikas, welche uns überliefert worden sind, stehen an Reichhaltigkeit den alttertiären Faunen bedeutend nach.

Die wichtigsten Fundorte der einzelnen tertiären Säugetierfaunen Nordamerikas sind nach W. D. Matthew (1909) folgende:

1. Polymastodonfauna: San Juan Basin in Neumexiko.
2. Pantolambdafauna: Ebenda und in Montana.
3. Coryphodonfauna: Evanston, Black Buttes, Washakie Basin, Bighorn Valley, alle Fundorte in Wyoming; San Juan Basin, Neumexiko.
4. Lambdotheriumfauna: Wind River Basin, Wyo.; Untere Huerfano-Beds, Colorado.
5. Orohippusfauna: Wyoming und Colorado.
6. Uintatheriumfauna: Wyoming (im oberen Bridger) und im Washakie Basin, Wyoming.
7. Eobasileusfauna: Washakie Basin, Wyo.; Uinta Basin, Utah.
8. Diplacodonfauna: Uinta Basin, Utah.
9. Titanotheriumfauna: Chadron, Süddakota und die angrenzenden Teile von Nebraska und Wyoming; Horsetail Creek in Nordost-Colorado; Pipestone Creek, Thompson Creek, usw. in Montana; Swift Current Creek, Canada.
10. Oreodonfauna: Unterer Brule Clay in Süddakota; angrenzende Teile von Nebraska und Wyoming; Cedar Creek in Nordost-Colorado; in Südwest-Montana nur verstreute Fundorte.
11. Leptaucheniafauna und Protocerasfauna: Süddakota, Nebraska, Wyoming; Lower Martin Canon, Colorado; White Butles, Nord-Dakota; Blacktail Deer Creek, Montana.

12. Diceratherium- u. Promerycochoerusfauna: John Day-Beds von Oregon.
13. Promerycochoerus-und Merycochoerusfauna: Erste Phase: Fort Logan in Montana; Harrison in Nebraska; Monroe Creek, Nebr.; Lower Rosebud-Beds, Süd-Dakota; Cañon Ferry, Montana.
Zweite Phase: Laramie Peak in Wyoming; vereinzelte Fundorte in Nebraska, Süddakota und Colorado.
14. Ticholeptusfauna: Deep River und Smith River in Montana; Pawnee Creek, Nordost-Colorado; Flint Creek, Montana; Mascall, Oregon.
15. Protohippus- und Procamelusfauna: Fort Niobrara, Nebraska; Little White River, Süd-Dakota; Santa Fé, Neumexiko; Clarendon, Texas; Madison Valley in Montana.
16. Peracerasfauna: Republican River, Kansas und Nebraska; Archer, Florida; Rattlesnake, Oregon.
17. Glyptotheriumfauna: Llano Estacado, Texas.

Das geologische Alter dieser 17 Tertiärfaunen ist aus der nebenstehenden Tabelle ersichtlich.

Südamerika und Australien. — Die vorzeitliche Säugetierwelt Südamerikas ist von sehr großem wissenschaftlichen Interesse. Soweit wir heute über die Geschichte der Säugetiere während der Tertiärzeit und Quartärzeit unterrichtet sind, können wir nur zwei Gebiete, Südamerika und Australien, abgrenzen, in denen sich die Entwicklung der Säugetiere längere Zeiträume hindurch in völliger Abgeschiedenheit von den anderen großen Entwicklungszentren abgespielt hat, so daß sich kein beständiges Einwandern und Auswandern und somit kein reger Austausch von Faunenelementen vollziehen konnte, wie dies zwischen Eurasien und Nordamerika mit geringen Unterbrechungen während der ganzen Tertiär- und Quartärzeit der Fall war. Europa und Asien haben immer ein einheitliches Gebiet dargestellt; Afrika war gegen Europa und Asien in der Tertiärzeit nie derart abgeschlossen, daß sich nicht ein Faunenaustausch in der Mittelmeerregion gegen Europa und über Arabien gegen Asien vollziehen konnte. Dagegen ist Südamerika seit der ältesten

ɛrfaunen.

ɛn	Afrika	Südamerika
kschichten ɛn). ustidens; Di- hicyon, Hyo- ffa, Giraffo- ɛnodon usw.		**Santa Cruzschichten.** Außerordentlich artenreich; wichtigste Tertiärfauna Südamerikas, Nager überaus zahlreich. Beuteltiere auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung in Südamerika. Ein Cebide (Homunculus) vertritt die Primaten.
iwalik- ɛn. ɣon Stegodon; lodon punja- ɔn und große ɡ; unter den ɔtherium und an Stelle der (Giraffokeryx ɯm). Große ɡ mit Pikermi ʌus Persien, China gleich- ɦ bekannt.	Lücke.	Lücke.
tschichten. von Equus, nelus. Unter große Siva- ɛ Stufe be- Nordamerika tzt neue Ty- ɦer, Caniden, Tapire) und r Faunenaus- und Europa a des indo- ipels beginnt tlande zu ɛren.	In Algier und Nordägypten vereinzelte Reste, die einer jüngeren Fauna als der Pikermifauna angehören. Eine große Giraffe (Libytherium), Machairodus, Hipparion, Tetrabelodon, Hippopotamus und ein Hundsaffe (Libypithecus).	Wiederherstellung der Landbrücke mit Nordamerika. Eine große Schar Carnivoren (Katzen, Machairodus, Bären, Hunde, Stinktiere), ferner Cameliden (Lama), Equiden (Parahipparion), Hirsche (Cariacus) und Pekaris (Dicotyles) wandern ein. Die endemische Fauna verarmt, die gegen die Angriffe der Carnivoren ungeschützt ist; vom Notostylopense an gab es in Südamerika außer kleinen Raubbeutlern keine großen Raubtiere. Langsam stirbt die neogäische Tertiärfauna bis auf wenige Reste aus. Aber noch im Plistozän (Pampasformation, ältester Teil = Monte Hermoso-Schichten) sind noch viele neogäische Tiere, darunter die riesenhaften Gravigraden, Glyptodonten usw. am Leben.

Chronologische Übersicht der tertiären Landsäugetierfaunen.

Hauptabschnitte	Unterabteilungen	Europa		Nordamerika		Asien	Afrika	Südamerika
Eozän	Basis	fehlt	—	1. Puerco (Polymastodonzone).	1. Faunenphase. Altertümliche Säugetiere mit verwandtschaftl. Beziehungen zu südamerikanischen und europäischen Formen.	unbekannt	unbekannt	**Notostylopsschichten.** Altertümliche Formen, die aus Nordamerika stammen. Protungulaten (z. B. Bunolitopteridae) sowie die Vorläufer der Typotheria (Notopithecidae), ferner die Notostylopidae (Ahnen der Entelonychia), ferner sehr tiefstehende Ungulaten wie Trigonostylopidae, Albertogaudryidae, Didolodus, Carolozittelia usw. bewcisen ein höheres Alter. Die Notostylopsschichten entsprechen wahrscheinlich dem Basaleozän und Untereozän. Südamerika ist seit dem Notostylopense von Nordamerika wie von Afrika und Europa gänzlich isoliert.
	unteres	**Thanétien-Cernaysien** [nach Cernays bei Reims].	Altertümliche Säugetiere (Plagiaulax, Arctocyon, Mesonyx)	2. Torrejon (Pantolambdazone).		unbekannt	unbekannt	
		Sparnacien darüber: **Ypresien** (= Londinien) [Sparnacum lat. = Epernay, Ypres, Ortschaft in Flandern].	Reger Formenaustausch mit Nordamerika. (Coryphodon, Hyracotherium [i. e. älteste Equiden], Lophiodon, Palaeonictis; später Dichobune, Adapisoriculus, Plesiadapis, Hyaenodictis, Propachynolophus usw.)	3. Wasatch (Coryphodonzone).	Erste Modernisierung. Invasion moderner Typen in die altertüml. Fauna. Landverbindung mit Südamerika unterbrochen. Faunenaustausch mit Westeuropa. Beginn des Aussterbens der altertüml. Typen.	unbekannt	unbekannt	
	mittleres	**Lutetien** (= Parisien) [Lutetia = Paris].	In Europa fehlen die Tapire und Titanotherien gänzlich; die Miacidae sind selten. Die damals lebenden Familien haben keine oder nur wenige Nachkommen in der heutigen Fauna. (Igel, Maulwurfe (?), Chiromys). Ausnahmslos haben die Ungulaten dieser Zeit brachyodonte Molaren. Der Faunencharakter des Lutetien und Bartonien ist einheitlich, erst gegen Ende des Ludien treten neue Formen auf.	4. Wind River (Lambdotherium- und Bathyopsiszone).			In Ägypten enthält die untere Mokattamstufe neben den ältesten Walen (Archaeoceten) die ältesten Sivenen (Eotherium, Protosiven), aber keine Landsäugetiere. Die weißen Mokattamkalke sind marin.	
				4.a) Huerfano (Lambdotherium- und? Uintatheriumzone).	3. Faunenphase. Aufblühen der Einwanderung aus Eurasien. Ruhige Entwicklung der altertüml. u. modernen Elemente, die im Unter- u. Mitteleozän um die Vorherrschaft ringen. Später Erlöschen der alten Typen. Divergente Entwicklung der nordamerikanischen und europäischen Faunen. — Aufblühen der Ungulaten, besonders der Perissodactylen.	unbekannt		
				5. Bridger a) Unterer Teil: (Orohippuszone).				
	oberes	**Bartonien** [nach den Barton Clays von Hampshire, England].	Lophiodon stirbt aus; mehrere große Lophiodontyn leben noch. Chasmotherium tritt auf. In dieser Zeit sind Säugetierreste in Spalten und Klüften der Jurakalke in Bayern und bei Mormont abgelagert worden (Bohnerze).	b) Oberer Teil: (Uintatheriumzone).			In der oberen Mokattamstufe treten die ältesten afrikanischen Landsäugetiere auf: Mauritherium, Barytherium; weiter finden sich in diesen marinen Schichten Archaeoceten (Zeuglodon) und Sirenen (Eosiren).	
		Ludien [nach den Meigel von Ludes im Pariser Becken].	In diese Zeit fällt die Ablagerung der Gipse des Montmartre, deren Fauna zuerst C. G. Cuvier beschrieb. Die Säugetiere liegen in den obersten Schichten der Gipse; Lophiodon ist bereits zu dieser Zeit erloschen. Erstes Auftreten von Anoplotherium, Cuenotherium, Cynodictis usw.	6. Washakie a) (Uintatheriumzone).	7. Uinta a) (Uintatheriumzone).	unbekannt	In der oberen Mokattamstufe treten die ältesten afrikanischen Landsäugetiere auf: Mauritherium, Barytherium; weiter finden sich in diesen marinen Schichten Archaeoceten (Zeuglodon) und Sirenen (Eosiren).	
				b) (Eobasileus zone).	b) (Eobasileus-zone).			
				—	c) (Diplacodonzone).			Lücke.
Oligozän	unteres	**Sannoisien** (= Unter-Tongrien) [nach den Mergeln von Sannois, Frankr., Tongres in Belgien].	In Europa stellt die Säugetierfauna dieser Zeit im wesentlichen die Fortsetzung der Fauna der Ludienfauna dar (Palaeotherium, Plagiolophus, Anoplotherium, Xiphodon). Daneben treten neue Formen auf, die nicht aus Nordamerika, aber vielleicht aus Asien stammen; endlich finden sich Einwanderer aus Nordamerika, ein Beweis für einen neuerlichen Faunenaustausch. Mit Ausnahme des riesigen Hyaenodon sind die Carnivoren klein.	8. Chadron (Titanotheriumzone).	4. Faunenphase. Zweite Modernisierung. Erstes Auftreten der Great Plainsfauna in den weiten Steppen u. Grasebenen. Fehlen aller altertüml. Typen mit Ausnahme der Hyaenodontiden. Wiederherstellung des Faunenaustausches mit Europa, gefolgt von einer langen Periode ruhiger und unabhängiger Entwicklung und teilweisem Aussterben der Fauna am Ende des unteren Miozäns.	unbekannt	In den fluviomarinen Schichten Ägyptens Palaeomastodon, Arsinoitherium, Saghatherium, Hyracoiden, Ancodon, große Creodontier (Pterodon, Apterodon, Sinopa). Die ersten Menschenaffen (Propliopithecus).	
	mittleres	**Stampien** (= Ober-Tongrien).	Einwanderung neuer Perissodactylen aus Nordamerika; erstes Erscheinen der Tapire, zweihörniger Nashörner (Diceratherium), Amynodonten (Cadurcotherium); Anwachsen der Artiodactylen; echte Katzen.	9. Unterer Brule Clay (Oreodonzone). (= White-River-Group).	Aus den Big-Bad-Lands (Süd-Dakota) allein 150 verschiedene Säugetierarten bekannt (Stampien). In der Oreodonzone eine Steppenfauna und eine Tiefland-Sumpffauna zu unterscheiden. Vorherrschend Amynodonten (Metamynodon) und große Anthracotherien.			**Astraponotusschichten.** Fortsetzung der Notostylopsfauna, aber verarmt. Die ersten Glyptodontia treten auf, neben ihnen die Notohippidae, Archaeohyracidae und Astrapotheriidae.
	oberes	**Aquitanien.**	In dieser Zeit überwiegen in Europa Ablagerungen aus Süßwassersümpfen, Braunkohlen u. Süßwasserbildungen i. A. (z. B. Ulm). Zahlreiche Stämme scheinen erloschen zu sein; unsere Kenntnis der europäischen Fauna aus dieser Zeit beschränkt sich nur auf die Sumpf- und Tieflandfauna (Anthracotherien, Tapire, Sumpfnashörner, Schweine und Biber) in der auch Raubtiere erscheinen (Amphicynodon, Cephalogale sowie der große Amphicyon).	10. Oberer Brule Clay (= unterer John Day). (Leptauchenziazone).	Im oberen Brule Clay Protoceras, Tapire, Pferde (Mesohippus); Machairodontinen (Eusmilus).		Lücke.	Lücke.
				11. Mittlerer John Day (Diceratheriumzone).	Im John Day von Oregon hauptsächlich Savannentiere. 100 Säugetierarten bekannt. Die Hyaenodontiden sind gänzlich erloschen. Aufblühen der Perissodactylen: Equiden, Tapiriden, Rhinocerotiden und der Ancylopoda (Chalicotheriiden).	**Obere Narischichten** (Ostindien). Große Anthracotherien (Anthracotherium, Brachyodus, Ancodus; Merycops, Hyoboops), Proboscidier (Tetrabelodon, Dinotherium), Gelocus, Progiraffa, Aceratherium Blanfordi, Diceratherium, Amphicyon, Cephalogale, Ptevodon.		**Pyrotheriumschichten.** Die ersten Nager, die wahrscheinlich schon im Untereozän aus Nordamerika eingewandert sind.
				12. Oberer John Day (Promerycochoeruszone).				
Miozän	unteres	**Burdigalien.**	Die charakteristischen Oligozäntypen verschwinden. Die Gegensätze zur gleichalten Fauna Nordamerikas hauptsächlich darin begründet, daß aus Europa vorwiegend Sumpfland- und Waldlandtypen bekannt sind, aus Nordamerika vorwiegend Savannentypen.	13. Arikaree (Merycochoeruszone).	In der Arikaree Fortsetzung der John-Day-Fauna mit neuen Formen (z. B. Miohippus [Equide], Blastomeryx [Cervide], Oreodontiden [Merycochoerus, Merychyus], Procyoniden [Phlaocyon] usf.).		Aus Ägypten nur wenige Formen bekannt (Brachyodus, Mastodon, Rhinocerotidae). Vom Victoria-Nyanza ein primitives Dinotherium bekannt.	**Colpodonschichten.** Vermehrung der Nager. — Colpodon sehr häufig. — Äquivalent des marinen Patagonien.
	oberes und mittleres	**Vindobonien.**	Einwanderung neuer Stämme aus Asien und zum geringeren Teil aus Afrika: Ursidae, Affen u. zw. Menschenaffen (Dryopithecus, Pliopithecus), Stachelschweine; Tetrabelodon, Dinotherium, Aceratherium unter den größeren Säugetieren dominierend, Macrotherium selten. Neue Einwanderung der Equiden (Anchitherium) auf dem Wege über Asien. Zone des Tetrabelodon angustidens.	14. Deep River (Tiehoceruszone).	5. Faunenphase. Neue Einwanderungen aus Eurasien. Erstes Auftreten der Proboscidier (afrikanischen Ursprungs), sowie der asiatischen kurzfüßigen Nashörner. Keine Verbindung mit Südamerika. Anzeichen von häufigeren sommerlichen Trockenperioden. Diese Faunenphase dauert bis zum oberen Ende des Olagalla und Rattlesnake. Gegen Ende der fünften novamerikanischen Faunenphase reiche Entfaltung des Rhinocerotidae (Teleoceras, Peraceras, Aphelops) und Spezialisation der Tetrabelodon- und Mastodon-Arten.	**Untere Siwalikschichten** (Ostindien). Tetrabelodon angustidens; Dinotherium, Amphitragulus, Hyotherium, Progiraffa, Giraffokeryx, Microstenodon usw.		
Pliozän	unteres	**Pontien.**	Neue, große Einwanderung einer Steppenfauna aus Eurasien (Pikermifauna), gekennzeichnet durch die außerordentliche Häufigkeit der Hipparionen (Hipparionfauna). Einzelne Stämme neben den Einwanderern bleibend und sich weiterentwickelnd (Tetrabelodon longirostre; Dinotherium giganteum; Aceratherium incisivum). Unter den eingewanderten Steppentieren die Antilopen, Gazellen, Hyänen, Ulvverwiegend, neben ihnen Giraffen. Die ältesten Flußpferde (Oberitalien). Chalicotherium erlischt in Europa.	15. Unterer Olagalla (Protohippus- und Procamelus-zone).		**Mittlere Siwalikschichten.** Erstes Auftreten von Stegodon; daneben Tetrabelodon punjabiense. Hipparion und große Antilopen häufig; unter den Giraffen Helladotherium und Hydaspitherium an Stelle der älteren Formen (Giraffokeryx und Bramatherium). Große Übereinstimmung mit Pikermi und Samos. Aus Persien, Kleinasien und China gleichaltrige Faunen bekannt.	Lücke.	Lücke.
				16. Oberer Olagalla (Peraceruszone).				
				16a) Rattlesnake.				
	mittleres	**Plaisancien.**	Die Fauna stellt die weiter entwickelte Unterpliozänfauna dar, in welcher verschiedene Elemente langsam erlöschen. Aus Tetrabelodon longirostre ist T. arvernense (mit rudimentärem unteren I) hervorgegangen; ein kräftiges Hipparion (H. crassum) erscheint in Asien und lebt bis zum Ende der Pliozänzeit; im Oberpliozän (Sizilien) erscheint zum erstenmal der große Elephas meridionalis, ein Einwanderer aus Asien; zu selber Zeit tritt ein echtes Pferd (Equus Stenonis) auf; ein großes Nashorn (Cuelodonta etruscus) ersetzt den älteren Diceros leptorhinus; langsam bereitet sich in der präglazialen Fauna die Fauna der Eiszeit vor.		6. Faunenphase. Im Gegensatz zu Europa u. Asien aus dieser Zeit wenige Formen bekannt. Die Verbindung mit Südamerika wiederhergestellt. Einwanderung der südamerikanischen Glyptodonten und Gravigraden; ein breiter Auswanderungsstrom flutet von Nordamerika nach Südamerika, die endemischen Formen langsam verdrängend. Die Landverbindung scheint zuerst nur von kurzer Dauer gewesen zu sein und ist erst später definitiv geworden.	**Obere Siwalikschichten.** Erstes Auftreten von Equus, Bos, Elephas, Camelus. Unter den Giraffen das große Sivatherium auf diese Stufe beschränkt. Aus Nordamerika wandern fortgesetzt neue Typen ein (Nashorner, Caniden, Wölfe, Füchse, Tapire) und es findet ein reger Faunenaustausch mit Afrika und Europa statt. Die Fauna des indomalayischen Archipels beginnt sich vom Festlande zu emanzipieren.	In Algier und Nordägypten vereinzelte Reste, die einer jüngeren Fauna als der Pikermifauna angehören. Eine große Giraffe (Libytherium), Machairodus, Hippurion, Tetrabelodon, Hippopotamus und ein Hundsaffe (Libypithecus).	Lücke.
	oberes	**Astien.**		17. Blanco (Glyptotheriumzone).				Wiederherstellung der Landbrücke mit Nordamerika. Eine große Schar Carnivoren (Katzen, Machairodus, Bären, Hunde, Stinktiere), ferner Cameliden (Lama), Equiden (Parahipparion), Hirsche (Cariacus) und Pekaris (Dicotyles) wandern ein. Die endemische Fauna verarmt, die gegen die Angriffe der Carnivoren ungeschützt ist; vom Notostylopense an gab es in Südamerika außer kleinen Raubbeutlern keine großen Raubtiere. Langsam stirbt die neogäische Tertiärfauna bis auf wenige Reste aus. Aber noch im Pliozän (Pampasformation, ältester Teil — Monte Hermoso-Schichten) sind noch viele neogäische Tiere, darunter die riesenhaften Gravigraden, Glyptodonten usw. am Leben.
		Sizilien.						

Einwanderung der Säugetiere von Norden her, die im unteren Eozän erfolgte, nach allen Seiten hin abgeschlossen gewesen. Bei dieser ersten Einwanderung sind sehr primitive Huftiere aus der Stammgruppe der Protungulata, dann die Vorfahren der Gürteltiere und Faultiere, die zusammen die Gruppe der Xenarthra bilden, ferner Affen und Nagetiere eingewandert, merkwürdigerweise aber keine placentalen Raubtiere. So konnten sich die pflanzenfressenden Säugetiere in Südamerika, unbehelligt von den Angriffen gefährlicher Raubtiere, zu einer Blüte und einem Formenreichtum entwickeln, wie er in der Geschichte der Säugetiere ohne Beispiel dasteht. Nur kleine fleischfressende Beuteltiere, deren größtes dem lebenden Beutelwolf Thylacynus nahe verwandt ist (Prothylacynus), waren die einzigen Gegner der südamerikanischen Pflanzenfresser in dieser Zeit. Erst an der Wende zwischen dem unteren und mittleren Pliozän wird die Verbindung zwischen Südamerika und Nordamerika auf der Landenge von Panama wiederhergestellt, und nun bricht ein Heer von Raubtieren, wie Katzen, Säbelzahntigern, Bären, Hunden usw. mit verschiedenen nordamerikanischen Huftieren in Südamerika ein. Die einheimische Huftierfauna Südamerikas verarmt nun rasch; am längsten erhalten sich die durch mächtige Knochenpanzer geschützten Xenarthra und die riesigen Gravigraden; die Eiszeit hat jedoch kein einheimisches südamerikanisches Huftier überlebt. So bietet die Geschichte der Säugetiere Südamerikas das Bild von einer in völliger Abgeschlossenheit vom Untereozän bis zum Unterpliozän sich entwickelnden Fauna, der nur die Säugetierwelt Australiens als eine in ähnlicher Weise abgeschlossene Fauna gegenübergestellt werden kann.

Die Säugetierwelt Australiens enthält heute Monotremen und Beuteltiere und außerdem noch einige wenige placentale Säugetiere. Die letzteren sind aber offenbar nicht auf dem Landwege nach Australien gelangt. Der Dingo ist das einzige placentale Säugetier, das auch fossil in Australien in Gesellschaft der riesigen Diprotodonten und ausgestorbener Känguruharten gefunden worden ist; trotzdem scheint es, daß er mit dem quartären Menschen nach Australien gelangt ist, ebenso wie die verschiedenen Gattungen von Mäusen, die höchstwahrscheinlich südostasiatischen Ursprungs sind. Das Auftreten von Mäusen auf Neulauenburg in der Herzog-York-Inselgruppe, auf den Salomonen, auf Neuguinea, auf der Fergussoninsel und anderen Inseln des pacifischen Gebietes

spricht dafür, daß die Muriden mit dem Menschen auf diese Inseln und nach Australien eingewandert sind, ebenso wie das Papuaschwein, das neben dem Dingo das einzige größere Landsäugetier der australischen Region ist. Die in Australien einheimischen Fledermäuse sind von den Inseln des indomalayischen Archipels nach diesem Kontinent gelangt.

Australien stellt somit ein tiergeographisches Gebiet dar, das seit uralten Zeiten von allen übrigen Gebieten abgeschlossen war und in das während der Tertiärzeit keine placentalen Säugetiere eingedrungen sind. Vielleicht hat in sehr alter Zeit, möglicherweise noch vor dem Eozän eine Verbindung mit Südamerika bestanden, worauf das Vorkommen von fossilen Dasyuriden wie z. B. eines Verwandten des lebenden Beutelwolfs (Prothylacinus) im Tertiär Patagoniens hinweist.

Die wichtigsten Fundorte fossiler Säugetierfaunen Südamerikas befinden sich in Patagonien. Ergiebigere Fundstellen der ältesten tertiären Säugetierfauna liegen an der Küste des Golfes San Jorge in Patagonien, wo die fossilführenden Schichten zutage treten. Die Überreste gehören verschiedenen Faunen an (Notostylops-Fauna, Astraponotus-Fauna, Pyrotherium-Fauna usw.).

Die sogenannte Santa-Cruz-Fauna ist von zahlreichen Stellen, namentlich aus der Gegend von Santa Cruz bekannt. Einige ergiebigere Fundplätze sind in der Cordillerenregion am Fuße des kleinen Flusses Frias im Norden des Fontanasees entdeckt worden; andere Fundstellen liegen im Inneren Südpatagoniens. Die fossilreichen Santa-Cruz-Schichten sind nach den Mitteilungen von Hatcher (1903) aus vulkanischen Tuffen zusammengesetzt, und es bestanden daher für die Erhaltung der bei den Eruptionen begrabenen Tierleichen dieselben günstigen Bedingungen wie für die bei Eruptionen getöteten alttertiären Säugetierherden Nordamerikas.

Die Colpodon-Fauna ist besonders vom Coli-Huapi-See gut bekannt; ein wichtigerer Fundort pliozäner Säugetiere liegt bei Paraná in Patagonien. Im Tarijatale in Bolivien sind Säugetiere in Schichten aus der Plistozänzeit gefunden worden.

Die Fundplätze der eiszeitlichen Säugetiere, unter denen die riesigen Glyptodonten und die elefantengroßen Gravigraden (z. B. Mylodon, Megatherium) schon frühe die Aufmerksamkeit der Reisenden erregten, liegen in den Pampas weit verstreut; am häufigsten werden die großen fossilen Pampassäugetiere im nördlichen Argentinien gefunden. Bekanntere Fundorte liegen in

Chile, in Brasilien (Höhle von Lagoa Santa) und in Argentinien (Monte Hermoso und die Höhle von Ultima Speranza usw.).

In Australien kennt man bis jetzt nur sehr wenige ergiebigere Fundorte fossiler Säugetiere; meist sind es Zufallsfunde, die uns über die Vorgeschichte der australischen Säugetiere einen Aufschluß bringen. Ein wichtiger Fundort ist die Umgebung des Salzsees Lake Callabonna in Südostaustralien, wo zahlreiche Skelette der riesenhaften Diprotodonten entdeckt worden sind. Die übrigen Funde von Thylacoleo, Nothotherium usw. sind bis jetzt ganz vereinzelt geblieben.

Die ältesten Säugetierreste.

Aus der Permformation sind bis heute noch keine Säugetierreste bekannt. Erst in der oberen Trias begegnen wir den ersten seltenen Resten des Säugetierstammes; aber schon zu dieser weit zurückliegenden Zeit der Erdgeschichte scheinen die Säugetiere in zwei wesentlich verschiedene Typen gespalten gewesen zu sein. Die eine Type wird durch ein Zähnchen aus dem rhätischen Bonebed bei der Schlößlesmühle »auf den Fildern« unweit von Stuttgart, sowie durch einen Schädelrest aus der Karooformation der Kapkolonie repräsentiert. Das Zähnchen aus Schwaben wurde Triglyphus, der südafrikanische Rest Tritylodon genannt; beide sind wahrscheinlich Vertreter derselben Gattung. Derselben Type schließt sich Microlestes antiquus an; dieses Tierchen ist nur aus wenigen Zähnen bekannt, die Plieninger 1847 bei Echterdingen in Württemberg entdeckte. Moore hat 1858 in gleichalten Schichten von Frome in Somerset einige Zähnchen gefunden, welche derselben Gattung angehören (Microlestes Moorei) und endlich ist eine dritte Microlestesart (M. rhaeticus) von Boyd Dawkins aus rhätischen Schichten von Watchet in Somerset beschrieben worden. Wahrscheinlich sind die wenigen Überreste dieser kleinen Säugetiere aus dem »Beinbett« von Württemberg und England, welche mit Millionen von Fischzähnen und Fischknochen neben Knochenfetzen von Reptilien und Koprolithen dicht nebeneinandergepackt in einer nur wenige Zentimeter starken Schichte liegen, die Reste von Mahlzeiten uferbewohnender Raubtiere, und zwar ist diese ganze Bildung als ein fossiles Guanolager anzusehen, das schon Buckland 1829 eine wahre Cloaca

maxima genannt hat. Es ist begreiflich, daß wir in diesem »Beinbett« keine vollständigeren Reste dieser alten, sehr kleinen Säugetiere erwarten dürfen, und wir können froh sein, daß uns wenigstens die seltenen Funde einzelner Zähnchen von dem Vorhandensein der Säugetiere zu dieser Zeit Kunde geben.

Wir kennen jedoch außer diesen beiden Gattungen (Triglyphus [= Tritylodon] und Microlestes) noch einige andere Säugetiere aus der Triasformation, die einem von den beiden erstgenannten grundverschiedenen Typus entsprechen. Zu diesen Gattungen gehören zunächst Dromatherium und Microconodon; es sind kleine Unterkiefer, die in der oberen Trias von Nord-Carolina in Nordamerika entdeckt worden sind. Auch in der südafrikanischen Trias sind Formen entdeckt worden, welche in die Verwandtschaft von Dromatherium und Microconodon zu gehören scheinen: Tribolodon und Karoomys.

Dromatherium, Microconodon, Tribolodon und Karoomys bilden zusammen eine Gruppe, die der durch Microlestes und Triglyphus vertretenen Gruppe scharf gegenübersteht, als die Familie der Dromatheriiden zusammengefaßt und den polyprotodonten Beuteltieren eingereiht wird.

Die Frage nach der Herkunft der Säugetiere, beziehungsweise nach dem Grade ihrer Verwandtschaft mit den Reptilien ist noch offen. Die verschiedenen Versuche, sie mit der Reptilienfamilie der Theriodontier zu verknüpfen, haben bisher noch zu keinem positiven Ergebnisse geführt und sind über das Stadium einer Hypothese noch nicht vorgedrungen. Daß wir in Triglyphus = Tritylodon, von dem wir einen ziemlich vollständigen Schädelrest besitzen, eine sehr primitive Säugetiergattung vor uns haben, mag schon daraus hervorgehen, daß heute noch eine Uneinigkeit darüber besteht, ob Tritylodon und Microlestes den Reptilien oder den Säugetieren zuzurechnen sind und ebenso ist auch die Säugetiernatur von Karoomys keineswegs sichergestellt. Bei der sehr geringen Größe dieser ältesten Säugetiere darf man nur auf einen ganz besonders glücklichen und zufälligen Fund rechnen, der uns befriedigende Aufschlüsse über diese wichtige Frage nach der Herkunft der Säuger bringen könnte. Die Reste aus der mittleren und oberen Juraformation sind bereits echte Säugetiere und gehören teils zu der Gruppe der polyprotodonten Beuteltiere, teils stehen sie den Insektenfressern bereits sehr nahe und scheinen den Übergang von den Beutlern zu den placentalen In-

sectivoren zu bilden. Auch darüber sind wir aber heute noch im unklaren, in welcher Weise dieser Übergang erfolgte, wenn er tatsächlich stattgefunden hat; manche Forscher haben mit guten Gründen die Ansicht vertreten, daß die Marsupialier einen spezialisierten Seitenzweig des Placentalierstammes darstellen und somit nicht als die Ahnen der Insectivoren und der übrigen Placentatiere anzusehen wären. Über diese Fragen herrscht heute noch Dunkel, und wir sind noch nicht imstande, einen klaren Einblick in die älteste Geschichte des Säugetierstammes zu gewinnen, dessen Abzweigung von den Reptilien höchstwahrscheinlich schon in der Permformation erfolgt ist.

Die Einreihung der vorzeitlichen Säugetiere in das „System" der lebenden Säugetiere.

Die ältesten Versuche, welche darauf gerichtet waren, die Tierwelt nach einem »System« zu ordnen, schalteten die wenigen zu dieser Zeit bekannten »fossilen« Tiere aus dem Bereich der Tiere völlig aus. Linné hat noch in den letzten Ausgaben seines Systema naturae daran festgehalten, daß die zu seiner Zeit bekannten Reste vorzeitlicher Säugetiere nicht dem Regnum animalium, sondern dem Regnum lapideum, also dem Reiche der Steine angehören und zwar unterschied er in demselben die drei »Klassen« der Petrae, der Minerae und der Fossilia. Es ist für uns nicht ohne Interesse, daß der Gesamtumfang der Kenntnisse Linnés von den fossilen Säugetieren auf einer einzigen Seite seines Werkes Platz findet (Fig. 8).

Als sich die Funde vorzeitlicher Säugetiere in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts rasch vermehrten und schon am Anfange des 19. Jahrhunderts einen größeren Umfang besaßen, wie aus den Cuvierschen »Recherches sur les Ossemens fossiles« hervorgeht, wurden die vorzeitlichen Säugetiere dem System der lebenden Säugetiere von Fall zu Fall eingereiht. Zunächst wurden die verschiedenen fossilen Arten als »neue« Arten den heute noch lebenden Gattungen eingereiht, und nur in jenen Fällen, in denen eine solche Einreihung nicht gelingen wollte, weil die Unterschiede der vorzeitlichen Arten von den lebenden allzu groß erschienen, für die ersteren auch noch »neue« Gattungen errichtet, die den heute lebenden Familien angeschlossen wurden. Den Grundstock

I. PETRIFICATA.

36. ZOOLITHVS. Petrificatum *Mammalis.*

Hominis. 1. ZOOLITHVS Hominis. *Syſt. nat. 201. n. 1. Geſn. petrif. 73.*
Anthropolithus totius corporis. *Carth. min. 81.*
Anthropolithi praecipuum ſpecimen. *I. I. Scheuch. Homo diluuii teſtis. Tigur. 1762. quart. c. fig.* Act. Angl. *Act. Vratisl. etc.*
α Petrificatum Hominis. *Happel Schatkamm. 579. Henkel. Saturn.* 532.
Habitat α *in Schiſto Oeningenſi.* β *Aquis Sextiis* 1583. *effoſſus.*
Hic α *Partes capitis; oſſa capitis et vertebrarum; partium an molliorum Cerebri, Muſculorum reliquiae iaduratae?*

Cerui. 2. ZOOLITHVS Cerui. *Syſt. nat. 201. n. 2. Geſn. petrif. 70.*
Petrificatum Cerni totalis. *Spada p. 45.*
Cornua Cerui Tarandi. *Act. angl. n. 227. p. 489.*
Habitabat in montibus di Valmenara di Grezzana; *in* Hiberniae *montibus.*

Eburfoſſile. 3. ZOOLITHVS Trichechi Rosmari.
Zoolithus Phocae dentibus caninis exſertis. *Syſt. nat. 201. n. 3.*
Sceleton Elephantis. *Tenzel. act. angl. n. 234. p. 757?*
Oſſa foſſilia. *Spleiſſii oedip. oſteologic. Seaphuſ. 1701. quart.*
Monumentum diluuii in agro Bononienſi. *Mont. Bonon. 1719. quart. cum icone.*
Mammotowakoſt *Ruthenis.*
Habitat ad Mare album, *frequens effoditur.*

Turcoſa. *Turcois.* 4. ZOOLITHVS dentis viridi-caerulei. *Syſt. nat. 201. n. 4.*
Turcoſa gallica. *Reaum. act. Pariſ. 1718. p. 230.*
Petrificata animalia dentium quadrupedum; nitorem et polituram gemmeam admittentia, colore cyaneo. *Wall. min. 359.*
Turcois. *Iuſt. min. 383.*
Habitat in fodinis cupreis.
Hic *vulgo creditur ortus a Dente cupro tincto, non ſemper Elephantis, ſaepe alius Mammalis.*
Vſus *adnumeratur Gemmis nobilioribus.*

37. OR-

Fig. 8. Reproduktion der Seite 156 des 3. Bandes der 13. Auflage von Linnés »Systema naturae«, Wiener Druck (Trattner), 1770.

bildete aber immer das System der lebenden Säugetiere, dem die wenigen vorzeitlichen Vertreter eingefügt wurden.

Durch die reichen Funde fossiler Säugetiere in den tertiären und quartären Ablagerungen aus allen Weltteilen sind unsere Kenntnisse von den Säugetieren der Vorzeit außerordentlich erweitert worden. Da aber das »System« der Säugetiere noch immer auf den lebenden Arten, Gattungen, Familien und Ordnungen aufgebaut ist und die vorzeitlichen Formen sich sehr häufig nicht mehr ohne Zwang dieser Gruppierung einfügen ließen, so mußte der Versuch gemacht werden, irgendeinen Weg zu finden, auf dem die Einreihung der fossilen Formen in das System der lebenden Säugetiere ermöglicht wurde.

Man hat nun zwei verschiedene Wege eingeschlagen, um diese Einreihung durchzuführen. Der eine Weg bestand darin, im Rahmen der lebenden Familien die vorzeitlichen Säugetierarten als neue Gattungen einzuschachteln und dabei die Diagnose der »Familien« unverändert zu lassen. Wollte sich daher eine vorzeitliche Form auch nicht als »neue« Gattung dem bestehenden Schema einer »Familie« einfügen lassen, so wurde zu dem Ausweg Zuflucht genommen, für diese fossile Gattung eine »neue« Familie zu errichten, wenn das Prokrustesbett der »alten« Familie unter keinen Umständen passen wollte.

Dieser Ausweg wurde aber auch in jenen Fällen angewandt, wenn die sich nicht in das alte, starre Schema der Familiendiagnose einfügen lassende fossile Gattung zweifellos in engen verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Angehörigen der »alten« Familie stand. Auf diese Weise wurde ein derartig verzerrtes Bild von den verwandtschaftlichen Beziehungen der vorzeitlichen und der lebenden Formen geliefert, daß es einem Fernerstehenden unmöglich war, sich ein klares Urteil über die Verwandtschaftsverbände in dem »System der Säugetiere« zu verschaffen.

Ein Teil der Paläozoologen hat den großen Übelstand, der in diesem Vorgange für die Entwicklung unserer Kenntnisse von der Stammesgeschichte lag, ganz richtig erkannt und einen andern Weg eingeschlagen, um eine Einreihung der vorzeitlichen Gattungen in das bestehende System der Säugetiere durchzuführen.

Dieser zweite Weg bestand darin, daß für jene Gattungen, welche sich dem durch die »Diagnose« starr umgrenzten Schema der »Familie« nicht einfügen lassen wollten, keine neue Familie errichtet wurde, wenn eine direkte genetische Beziehung der älteren,

vorzeitlichen Gattung zu den jüngeren Gattungen einer Familie außer Frage stand. Wollte man aber die vorzeitliche Gattung der bestehenden »alten« Familie einreihen, so war das nur in der Weise durchführbar, daß die Diagnose der Familie abgeändert und nach einem genetischen Gesichtspunkte definiert wurde.

Einige Beispiele mögen diese Schwierigkeiten in der systematischen Einreihung der vorzeitlichen Säugetiere und die beiden bisher geübten Auswege aus diesen Schwierigkeiten näher beleuchten.

Nehmen wir zunächst das Beispiel der systematischen Gruppierung der Physeteridae (Pottwale). Heute lebt nur noch der Pottwal (Physeter) und eine zweite Gattung, Kogia. Beiden fehlen funktionelle Zähne im Oberkiefer gänzlich. Als nun fossile Pottwale bekannt wurden, deren Zwischenkiefer und Oberkiefer bezahnt war, so hatte man zwei Wege: entweder die alte Diagnose der Physeteridae aufrecht zu erhalten und für die neu bekannt gewordenen Typen (z. B. Scaldicetus, Physeterula) eine neue systematische Kategorie zu errichten (z. B. eine »Subfamilie«, ein sehr beliebter Vorgang), oder aber die Diagnose der Physeteriden genetisch zu fassen und hervorzuheben, daß die primitiveren Formen nicht nur Oberkieferzähne besaßen, sondern auch im Zwischen- und Unterkiefer Zähne trugen. Keinesfalls konnte der Vorgang richtig sein, den z. B. Zittel in seinem Handbuche der Paläozoologie (IV. Bd., 1893, S. 176) vertrat, wo die alte Diagnose der Physeteriden aufrecht erhalten blieb und die fossilen Gattungen einfach eingereiht wurden. Immerhin aber war dieser Weg, die fossilen Formen dem System der lebenden Mammalia einzuschachteln, richtiger als der Vorgang, sich aus der Schwierigkeit durch Neuschaffung systematischer Kategorien zu helfen. Daß ein solcher Weg nur zu einer ganz verkehrten und unrichtigen Systematik führt, zeigt z. B. die Teilung der Cameliden in die »Unterfamilien« der Leptotragulinae, Poëbrotheriinae, Protolabinae und Camelinae, die nur verschiedenen Entwicklungsstufen eines und desselben geschlossenen Stammes entsprechen. Das gleiche gilt für die Equiden, bei denen die »Unterfamilien« der Hyracotheriinae, Palaeotheriinae, Anchitheriinae und Equinae errichtet wurden, und diese Beispiele ließen sich noch erheblich vermehren. Gerade hier kommt klar zum Vorschein, daß die systematischen Kategorien, aufgebaut auf den lebenden Formen, eigentlich nur einen Querschnitt durch die Stammreihen darstellen und daß es sehr schwer

ist, die vertikale Entwicklung der Stammesreihen in der heute üblichen Form der Systematik zum Ausdrucke zu bringen.

Ein zweites Beispiel.

Unter den lebenden Huftieren unterscheiden wir folgende in sich geschlossene und von den benachbarten scharf abgeschlossene Stämme: 1. die Unpaarzeher (Perissodactyla), 2. die Paarzeher (Artiodactyla), 3. die Klippschliefer (Hyracoidea), 4. die Rüsseltiere (Proboscidea) und 5. die Seekühe (Sirenia).

Als zahlreiche Funde primitiver Huftiere in den älteren Tertiärbildungen Nordamerikas, Südamerikas und Europas gemacht wurden, welche sich keiner der bestehenden Ordnungen und Familien der Huftiere ohne Zwang einreihen ließen, errichtete man für einige dieser Formen die »Unterordnung« der Condylarthra und stellte sie somit in systematischer Hinsicht als gleichwertig den Unterordnungen der Paarhufer, Unpaarhufer usw. gegenüber, während man andere Gattungen, bei denen die Gegensätze nicht so groß waren, z. B. den Unpaarhufern anreihte.

Tatsächlich enthalten jedoch die »Condylarthra« Ahnenformen der jüngeren Huftierstämme, und es ist z. B. die »Condylarthrenfamilie« der Phenacodontiden als die Stammgruppe der Unpaarhufer anzusehen. Der Vorgang, diese Phenacodontiden von den Unpaarhufern loszureißen und ihnen im »System« eine Sonderstellung zuzuweisen, entspricht somit absolut nicht den tatsächlichen, sicher festgestellten stammesgeschichtlichen Beziehungen.

Hätte man aber die Phenacodontiden den Unpaarhufern eingereiht, so wäre damit ein Teil der Condylarthra herausgerissen worden, die anderen »Condylarthra« aber, welche mit den Unpaarhufern nicht verwandt sind, wären dann als Torso im System stehen geblieben. Ein Ausweg aus diesem Dilemma konnte auch dann nicht gefunden werden, wenn man die Diagnosen der verschiedenen lebenden und fossilen Unterordnungen der Huftiere derart veränderte, daß man sie genetisch faßte, weil dann noch immer eine Anzahl Formen übrig blieb, die in keine Unterordnung einzureihen waren.

Vor allen Dingen konnte aber keiner dieser beiden Auswege zum Ausdrucke bringen, daß zwei oder mehr Stämme in einer gemeinsamen Wurzel zusammenlaufen. Der eine Weg durch Neuschaffung der systematischen Kategorie der Condylarthra führte wenigstens zu einer Zusammenfassung der primitivsten Huftierformen, die sich untereinander sehr nahe stehen; dabei

kam allerdings nicht zum Ausdrucke, daß einzelne Stämme der Huftiere, wie z. B. die Unpaarhufer, unmittelbar in dieser Gruppe der Condylarthra wurzeln. In dem Momente, da die Condylarthra als »Unterordnung« bezeichnet wurden, mußte die Vorstellung wachgerufen werden, daß diese Gruppe als gleichwertige systematische Kategorie den übrigen Unterordnungen der Huftiere an die Seite zu stellen sei, während sie in Wahrheit die Wurzel des Huftierstammes bildet.

Welche Schwierigkeiten die systematische Einreihung fossiler Gattungen in einzelnen Fällen bereiten kann, sehen wir wieder bei den Walen oder Cetaceen.

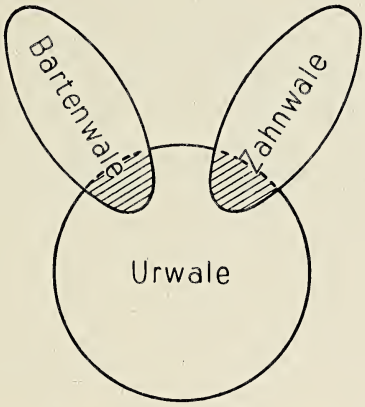
Unter den lebenden Walen unterscheiden wir die beiden heute scharf voneinander getrennten Gruppen der Bartenwale (Mystacoceti) und Zahnwale (Odontoceti).

Im Alttertiär sind nun fossile Wale entdeckt worden, welche in der Gruppe der Urwale oder Archaeoceten vereinigt worden sind. Solange die Herkunft der Bartenwale einerseits und der Zahnwale andererseits von den Urwalen noch nicht festgestellt war, wurden die Urwale neben den beiden Unterordnungen der Bartenwale und der Zahnwale als dritte Unterordnung der Wale betrachtet.

Nun sind aber in den Gattungen Patriocetus und Agriocetus Übergangsformen bekannt geworden, welche die Urwale mit den Bartenwalen verbinden, und ebenso wissen wir jetzt, daß die Gattungen Agorophius und Prosqualodon die Brücke von den Urwalen zu den Zahnwalen bilden. Damit sind die scharfen Grenzen zwischen den Urwalen und den aus ihnen entsprossenen Stämmen der Bartenwale und Zahnwale gefallen, und diese beiden Formenkreise schneiden den Kreis der Urwale an zwei Stellen.

Nun ist es klar, daß die Übergangsformen Patriocetus, Agriocetus, Agorophius und Prosqualodon mit demselben Rechte zu der »Unterordnung« der Urwale als auch einerseits zu den Bartenwalen (Patriocetus, Agriocetus), andererseits zu den Zahnwalen (Agorophius, Prosqualodon) gestellt werden können. Dies ist ja mehr oder weniger nur eine Frage der Konvention, bei welcher Gattung, d. h. in welchem Stadium der stammesgeschichtlichen Entwicklung die Grenze zu ziehen ist. Unser heutiges System verlangt aber die Aufstellung derartiger Grenzen, auch dann, wenn sie die klargestellten genetischen Verbände durchreißen. Die wirklichen ver-

wandtschaftlichen Beziehungen können mit unseren bisherigen systematischen Unterscheidungsmethoden nicht mehr zum Ausdrucke gebracht werden, da ja die tatsächlichen Beziehungen zwischen Urwalen, Bartenwalen und Zahnwalen graphisch folgendermaßen darzustellen wären:



Diese Erkenntnis muß uns zu der Frage führen, ob es denn überhaupt bei weiterem Fortschreiten der Erforschung phylogenetischer Verbände zwischen den einzelnen fossilen Gruppen möglich sein wird, diese Beziehungen in der Form eines »Systems« zum Ausdrucke zu bringen.

Das »System« ist ursprünglich nur die Darstellung des obersten, in der Gegenwart durch den Stammbaum der Tierwelt gelegten Querschnittes gewesen. Solange das System nur die rezenten Arten, Gattungen, Familien usw. umfaßte, war die Abgrenzung sehr leicht möglich. Es war auch noch möglich, innerhalb einer Familie die einzelnen auseinander hervorgegangenen Gattungen und Arten nebeneinanderzureihen, ohne das »System« in schroffen Gegensatz zu der Stammesgeschichte zu bringen. In dem Momente aber, da es uns gelang, größere Gruppen bis zu ihrer Wurzel zu verfolgen und festzustellen, daß zwei, drei und mehr Familien, zwei, drei oder mehr Unterordnungen usw. in einer gemeinsamen Stammgruppe zusammenlaufen, mußte mit voller Klarheit zutage treten, daß das »System« niemals einen klaren Überblick über die phylogenetischen Vorgänge im Verlaufe der Geschichte eines Stammes zu geben vermag.

Wir können uns einstweilen noch notdürftig behelfen, indem wir in Fällen wie bei den Condylarthra (richtiger Protungulata)

und bei den Archaeoceten nicht von »Unterordnungen« oder dgl. reden, sondern für diese Ahnengruppen eine andere Bezeichnung wählen als wie für die durch den Gegenwartsquerschnitt bedingten und abgegrenzten »Unterordnungen«, »Ordnungen« usf. Wir können in solchen Fällen vielleicht von »Stammgruppen« sprechen. Das ist aber auch nur ein Notbehelf. Der Querschnitt des Stammbaums kann nicht gleichzeitig eine Projektion der zahllosen Äste und Zweige des Stammes umfassen, die in verschiedener Höhe, d. h. zu verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte, sich teilten und verzweigten. Ein »System« der Säugetiere würde, wenn wir es uns als einen im Miozän durch den Stammbaum gelegten Querschnitt denken, ganz anders aussehen als der Gegenwartsquerschnitt, und sehr verschieden wäre z. B. ein Stammbaumquerschnitt, der im Obereozän gezogen würde. Es scheint wirklich, als ob sich Systematik und Phylogenie weder in Form einer »phylogenetischen Systematik« noch in Gestalt einer »systematischen Phylogenie« zur Deckung bringen lassen werden. Bis jetzt ist es nicht gelungen, einen Ausweg aus diesen Schwierigkeiten zu finden, und es scheint fast, als ob es auf Grundlage unserer heutigen Systematik überhaupt unmöglich wäre, ein Kompromiß zwischen Systematik und Phylogenie zustande zu bringen, das durchaus befriedigen würde.

In der folgenden Übersicht der vorzeitlichen Säugetiere ist darum manches zu finden, das den phylogenetischen Erfahrungen nicht vollkommen Rechnung zu tragen vermag. Indessen habe ich, wo es nur anging, das Schwergewicht auf die historischen und genetischen Vorgänge im Bereiche des Säugetierstammes gelegt.

Übersicht der vorzeitlichen Säugetiere.

A. Die Säugetiere ohne Placenta (Eplacentalia).

In der Gegenwart repräsentieren die Monotremen die primitivsten Säugetiere. Die Paläozoologie hat bisher so gut wie nichts über ihre Geschichte und den Zeitpunkt ihrer Abzweigung von den Reptilien ermitteln können, da wir nur aus plistozänen Schichten Australiens Reste von fossilen Monotremen kennen, welche jedoch den heute noch lebenden Gattungen Echidna und Ornithorhynchus angehören und uns daher über das Aussehen der Vorfahren dieser in mancher Hinsicht hoch spezialisierten Gattungen (vorgeschrittene, einseitige Anpassungen an die grabende oder schwimmende Lebensweise usw.) keinen Aufschluß geben können.

Hingegen wissen wir etwas mehr über die Geschichte der Beuteltiere. Diese Gruppe ist heute auf Amerika, Australien und die angrenzenden Inseln beschränkt; in der Tertiärzeit war sie jedoch noch bedeutend häufiger und bildete in Südamerika das einzige räuberische Element unter der Säugetierfauna vom Anfange der Eozänzeit bis zur Mitte der Pliozänzeit. Aus der Kreidezeit sind fossile Beuteltiere von verschiedenen Orten Amerikas und Europas bekannt; aus der Juraformation und aus der Trias kennt man Beuteltiere aus Nordamerika, Südafrika und Europa, und zwar stehen einzelne Gattungen den Insektenfressern so nahe, daß sie von mehreren Forschern als Ahnen der Insektivoren betrachtet werden. Niemals ist bis heute ein fossiles Beuteltier in Asien gefunden worden. Im Tertiär und Quartär Australiens sind verschiedene Beutler entdeckt worden, von denen Diprotodon die bedeutendste Körpergröße von allen lebenden und fossilen Marsupialiern erreichte und an Größe einem Nashorn nicht nachstand.

Die ältesten Gattungen der Allotherien, welche mitunter auch als Multituberculata bezeichnet werden, sind in der Trias von Südafrika (Karooformation) und Europa entdeckt worden; man fand ferner vereinzelte Reste im oberen Jura von Europa, und zwar

in den Purbeckschichten Englands sowie wenige Unterkieferreste und Zähnchen in den Atlantosaurus-Beds der Vereinigten Staaten Nordamerikas; aus späteren Schichten sind nur dürftige Überreste bekannt. Sehr selten sind sie in den Wealdenbildungen Europas (Unterkreide); in Nordamerika sind sie in den der oberen Kreideformation angehörenden Laramieschichten entdeckt worden; am vollständigsten ist die Gattung Ptilodus aus dem Untereozän von Montana bekannt.

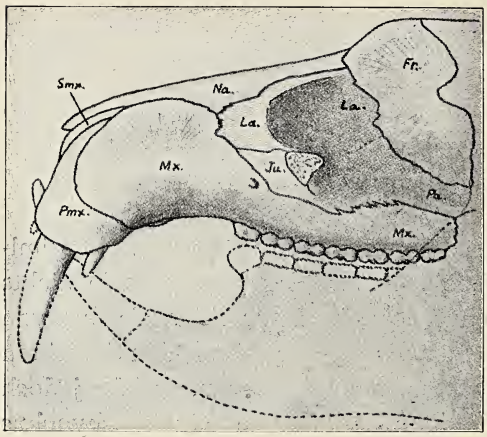


Fig. 9. Tritylodon longaevum aus der Trias von Thaba-chou, Basutoland, Südafrika (Triasformation). Schädel von der Seite in $^2/_3$ natürlicher Größe. — Fr = Frontale, Ju = Jugale, La = Lacrymale, Mx = Supramaxillare, Na = Nasale, Pa = Palatinum, Pmx = Praemaxillare, Smx = Septomaxillare. (Nach R. Broom, 1910.)

Die primitivsten Beuteltiere, die noch in vielen Punkten Beziehungen zu den Reptilien aufweisen, sind die Tritylodontiden, von denen wir in der Gattung Tritylodon, die mit Triglyphus identisch sein dürfte, aus der Triasformation Reste besitzen. Im Basutoland wurde der Schädel von Tritylodon longaevum (Fig. 9, 10)

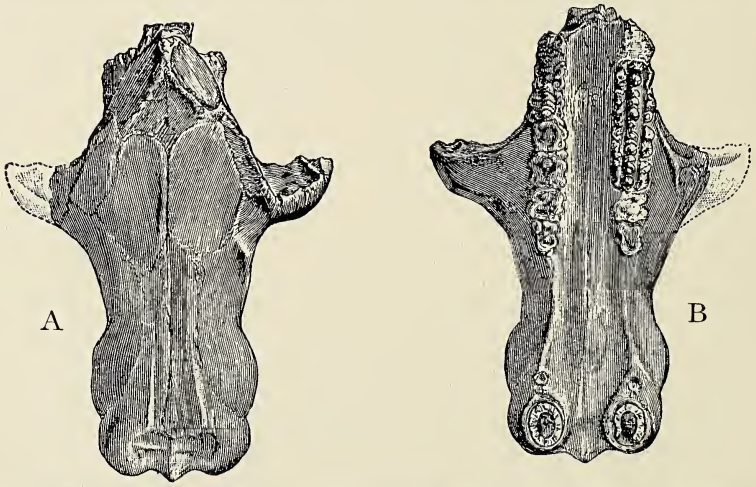


Fig. 10. Schädel von Tritylodon longaevum (Original von Fig. 9), A von oben, B von unten, $^2/_3$ der natürl. Größe. (Nach R. Owen.)

gefunden, dessen quadratische Backenzähne zwei bis drei Höckerreihen tragen; dieselbe Kronenform besitzt das leider verloren gegangene Zähnchen aus dem Rhät Württembergs, das O. Fraas Triglyphus nannte. Zwischen den Backenzähnen und dem Vordergebiß zeigt der Schädel von Tritylodon eine große Lücke. Das Tier dürfte eine nagetierähnliche Lebensweise geführt haben; keinesfalls darf es als eine Ahnenform der höheren Säugetiere betrachtet werden, da es in vielen Punkten viel höher spezialisiert ist, als wir es von einer Ahnenform der Placentalier erwarten müssen, und weil die Spezialisation einen Seitenweg eingeschlagen hat, der nie zu dem Typus eines Insektenfressers führen kann. Besonders auffallend ist die Schnauzenform, die in der Oberansicht eine merkwürdig verbreiterte, vorn wie abgestutzte Form zeigt.

Die Beutlerfamilie der Plagiaulaciden, die seit dem Alttertiär (Eozän) gänzlich erloschen ist, tritt zuerst im Rhät (oberste Trias) Württembergs und Englands mit der kleinen, nur aus einzelnen Zähnchen bekannten Gattung Microlestes auf; im oberen Jura (Purbeck) und in der Unterkreide (Wealden) Englands erscheint Plagiaulax. Diesen Namen erhielten kleine Unterkiefer; die Oberkieferreste mit Zähnen brachte man zunächst nicht in Beziehung zu Plagiaulax, doch scheinen die Reste von Bolodon nichts anderes als die oberen Gebisse derselben Beuteltiere zu sein, deren Unterkiefer Plagiaulax genannt wurde. Im oberen Jura von Wyoming lebten die kleinen Allotheriengattungen Allodon und Ctenacodon, in der oberen Kreide von Nordamerika Allacodon, welche in die engere Verwandtschaft der europäischen Gattung Plagiaulax gehören. Im Untereozän Frankreichs und Neumexikos lebte Neoplagiaulax. Aber schon im Untereozän neigt sich die Geschichte dieser Familie ihrem Ende zu; im Untereozän von Montana tritt noch einmal ein kleiner Plagiaulacide auf, Ptilodus gracilis, der am besten von allen Vertretern dieser Familie bekannt ist, da von ihm Schädel (Fig. 11) und Unterkiefer, Becken,

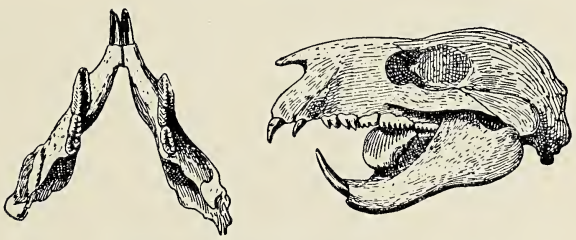


Fig. 11. Schädel und Unterkiefer von Ptilodus gracilis aus dem Basaleozän (Fort-Unionformation) von Montana. Natürliche Größe. Rekonstruktion auf Grundlage der Abbildungen von J. W. Gidley.

Ober- und Unterschenkel vorliegen. Das Gebiß ist hoch spezialisiert und fällt namentlich durch die ungewöhnlich starke Entwicklung eines bogig profilierten unteren Backenzahns mit gesägter Schneide auf, dessen Seitenwände tiefe Rillen zeigen. Beim Schließen der Kiefer greift dieser Zahn zwischen die beiden parallelen Höckerreihen der oberen, einfacher gebauten und kleineren Backenzähne ein. Nach den Untersuchungen von R. Lohr (1913) ist diese eigentümliche Spezialisation der Backenzähne, die sich in ähnlicher, aber bei weitem nicht so hoch spezialisierter Form bei der lebenden australischen Opossumratte Bettongia wiederfindet, eine Anpassung an das Ausgraben und Abschneiden von Wurzeln. Das Gebiß von Ptilodus umfaßt $\frac{1}{1}$ Schneidezähne, $\frac{1}{0}$ Eckzahn, $\frac{6}{4}$ Backenzähne. Man hat früher auch bei Beuteltieren Prämolaren und Molaren zu unterscheiden versucht wie bei den Placentaliern. Da aber die Beuteltiere ursprünglich überhaupt die Zähne nicht wechselten und der Ersatz für abgenützte Backenzähne in sehr verschiedener Weise erfolgt, so ist es wohl das einzig Richtige, im Beutlergebiß nur von »Backenzähnen« zu sprechen und nur den betreffenden Ersatzzahn, welcher einen abgekauten Backenzahn ersetzt, als Prämolaren zu bezeichnen.

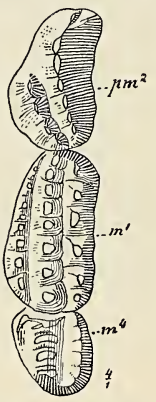


Fig. 12. Multituberkuläre Backenzähne des rechten Oberkiefers von Ptilodus sp. aus der oberen Kreide Nordamerikas, viermal vergrößert. (Nach H. F. Osborn.)

Merkwürdigerweise wird von der Ersatzzahnlage, die in den Kiefern der lebenden Beuteltiere an der Zungenseite neben der funktionellen Zahnreihe angelegt wird, nur ein einziger Zahn zum Ersatz eines abgenutzten Backenzahns herangezogen und zwar scheint dieser Zahn dem vierten Prämolaren der placentalen Säugetiere homolog zu sein. Auch bei einer jurassischen Beutlergattung, bei Triconodon (T. serrula) wird ein einziger Zahn und zwar derselbe wie bei den lebenden fleischfressenden Beutlern gewechselt.

Man hat vielfach die Meinung vertreten, daß das Ersatzgebiß der Beuteltiere, mit Ausnahme des Ersatzzahnes (P 4), unterdrückt, d. h. hochgradig verkümmert sei. Dagegen sprechen aber sehr schwerwiegende Gründe, und es muß das Auftreten

dieses einzigen Ersatzzahns als der Beginn der Ausbildung eines Ersatzgebisses betrachtet werden.

Bei den pflanzenfressenden Beutlern geschieht übrigens der Ersatz des abgenutzten Backenzahns in ganz anderer Weise; hier findet der Ersatz durch einen Zahn statt, welcher derselben Zahnserie wie die ursprünglich funktionierenden angehört, und es kommt kein »Ersatzgebiß« zur Ausbildung.

Die Familie der Polymastodontiden ist nur durch eine einzige Gattung, Polymastodon, (Fig. 13) bekannt, die eine ganz isolierte Stellung unter den Allotherien einnimmt. Der Gesamtcharakter des Gebisses erinnert an Tritylodon, und die Nahrungsweise von Polymastodon und Tritylodon ist, soweit dies aus dem Gebißtypus zu erschließen ist, wahrscheinlich dieselbe gewesen. Zu den auffallendsten Eigentümlichkeiten von Polymastodon gehört das sehr weit hinten liegende Kiefergelenk. Die als Nagezähne funktionierenden Schneidezähne schliffen sich gegenseitig in der Weise ab, daß die oberen auf der Hinterseite und Innenseite, die unteren auf der Vorder- und Außenseite abgenutzt wurden, also in ganz anderer Weise, als dies bei den Nagetieren der Fall ist, wo obere und untere Schneidezähne auf der Hinterseite abgenutzt werden, weil der Unterkiefer abwechselnd vorgeschoben und zurückgezogen wird.

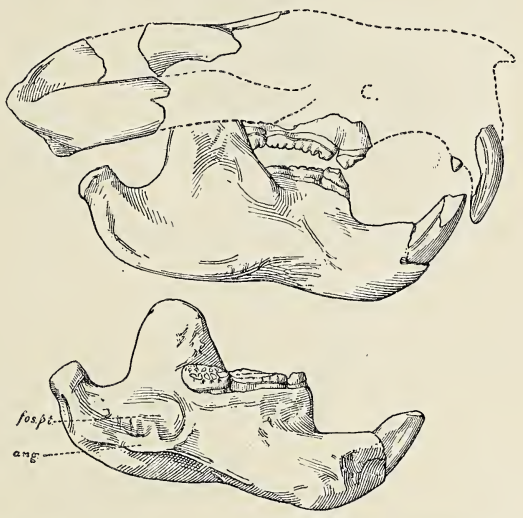


Fig. 13. Schädel und Unterkiefer von Polymastodon taoense, in ca. $^2/_5$ natürl. Größe. — Puerco Beds, Neumexiko. Nach W. D. Matthew. Aus W. K. Gregory, 1910.

Die letzte Gruppe der Allotherien bildet die Familie der auf das Tertiär Südamerikas beschränkten Polydolopiden. Sichere Vertreter dieser Familie sind nur aus den untereozänen Notostylopsschichten bekannt; unter den zahlreichen, meist nur durch bezahnte Kieferfragmente oder isolierte Zähnchen überlieferten Gattungen und Arten fallen besonders Polydolops

(Fig. 14) und Propolymastodon (Fig. 15) auf; die letztere Gattung steht jedoch in keinem genetischen Zusammenhang mit Polymastodon aus dem Untereozän Nordamerikas, so daß der von Ameghino aufgestellte Name irreführend wirkt. Die Nahrungsweise muß eine ähnliche gewesen sein wie bei den Plagiaulaciden, doch ist das Gebiß der untereozänen Gattungen aus der Gruppe der Polydolopiden bei weitem nicht so hoch differenziert wie das Gebiß der oberjurassischen Plagiaulaxarten.

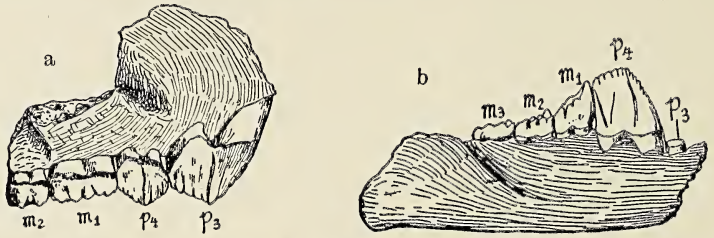


Fig. 14. a) Oberkiefer, b) Unterkiefer von Polydolops Thomasi aus dem Untereozän Patagoniens, $^3/_2$ natürlicher Größe. (Nach F. Ameghino.)

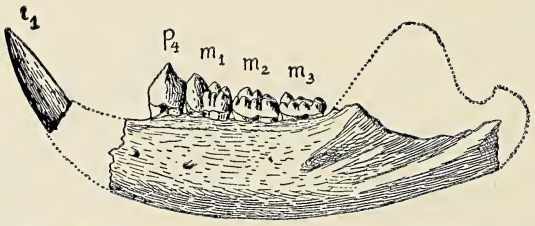


Fig. 15. Unterkiefer von Propolymastodon Carolo-Ameghinoi. Untereozän Patagoniens. Natürliche Größe. (Nach F. Ameghino.)

Mit diesen Formen erlischt die im Mesozoicum weit verbreitete Gruppe der Allotherien. Es ist zwar noch aus dem Miozän Patagoniens eine Gattung (Eommanodon) von Ameghino den Polydolopiden eingereiht worden, doch ist die Stellung dieser Gattung durchaus unsicher. Keinesfalls können die Allotherien als die Ahnen der Nager betrachtet werden; was sie ihnen zu nähern scheint, ist die ähnliche Ausbildung des Gebisses, dem jedoch andere tiefgreifende morphologische Differenzen der Gebißtypen gegenüberstehen.

Der zweite Stamm der Beuteltiere wird von den pflanzenfressenden Diprotodontia gebildet. Sie sind heute mit Ausnahme des südamerikanischen Caenolestes auf Australien beschränkt. Obwohl einige Diprotodontier im Gebißtypus Ähnlichkeiten mit

den Allotherien aufweisen, so ist dies doch nur als eine konvergente Anpassung an die gleiche Ernährungsweise anzusehen, da die Diprotodontier ganz unabhängig von den Allotherien aus polyprotodonten Beuteltieren hervorgegangen sind. Fossile Diprotodontier kennt man nur aus dem Tertiär Patagoniens und aus dem Quartär Australiens; weder aus Nordamerika noch aus Eurasien und Afrika ist die geringste Spur dieser Beutlergruppe nachgewiesen worden. Obwohl es immer gefährlich ist, negativen Ergebnissen einen allzuhohen Wert beizulegen, da ja irgendein unerwarteter Fund alle auf das Fehlen von Formen aufgebauten Theorien wegfegen kann, so scheint doch die vollständige Abwesenheit fossiler Diprotodontier außerhalb Südamerikas und Australiens dafür zu sprechen, daß es sich um einen Säugetierstamm handelt, der keine weltweite Verbreitung besessen hat.

Die lebende Gattung Caenolestes aus Ecuador hat ihre nächsten Verwandten in fossilen Formen aus dem Miozän und Pliozän von Patagonien. Garzonia (Miozän Patagoniens) hat dreihöckerige obere Backenzähne, während die unteren Backenzähne einen Typus aufweisen, wie er bei den unteren Backenzähnen der Beutelratten, Insektenfresser und der Raubtiere auftritt; der untere Backenzahn ist zwar der Hauptsache nach auch ursprünglich dreihöckerig (»trituberkulär«) wie der obere Backenzahn, aber er hat durch Hinzutreten eines hinteren Anhangs (»Talonid«) eine Vergrößerung erfahren, und dieser Typus wird »tuberkulosektorial« genannt. Dieser ist also ein von dem »multituberkulären« Backenzahn der Allotherien total abweichender Typus, findet sich aber schon bei fleischfressenden Säugetieren aus dem englischen Mitteljura, wie bei Amphitherium. Der Besitz derartiger tuberkulosektorialer unterer Backenzähne bei den Caenolestiden beweist, daß sie nicht von Allotherien, sondern von fleischfressenden Beuteltieren abstammen.

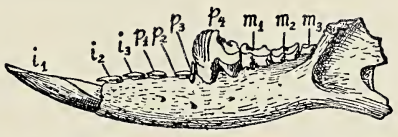


Fig. 16. Unterkiefer von Abderites crassiramis aus dem Miozän Patagoniens (Santa-Cruz-Schichten). $^3/_2$ natürl. Größe. (Nach F. Ameghino.)

Sekundär entwickelt sich nun im Stamme der Caenolestiden, z. B. bei Abderites (Miozän von Santa Cruz, Fig. 16) ein Gebißtypus, der an die eigentümliche Zahnspezialisation der Plagiaulaciden erinnert, indem ein seitlich geriefter großer Unterkieferzahn mit sägender, gekörnter Schneide hoch über seine Nachbarn aufragt

und die Aufgabe hat, Wurzeln zu zersägen, welche mit den fast horizontal vorstehenden unteren Schneidezähnen aufgehoben werden (R. Lohr, 1913).

Diese kleinen Beutler scheinen im Miozän Patagoniens sehr häufig gewesen zu sein, da wir eine große Zahl verschiedener Gattungen aus diesen Schichten kennen.

Die Familie der Beutelfüchse oder Phalangeriden lebt heute ausschließlich im australischen Faunengebiet (Australien, Neuseeland, Neuguinea) und ist fossil nur aus Australien bekannt.

Im Tertiär Australiens (das genaue geologische Alter dieser Schichten ist unsicher) fand man ein schlecht erhaltenes Kieferfragment ohne Zähne, das Wynyardia genannt wurde. Zweifellos ist dies das älteste Landtier des australischen Kontinents, aber leider ist dieser Rest so schlecht erhalten, daß es kaum möglich ist, ihn mit Sicherheit irgendeiner Gruppe der Beuteltiere zuzuweisen. Vielleicht gehört Wynyardia in die Verwandtschaft der Känguruhratten.

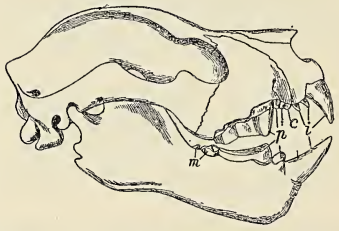


Fig. 17. Schädel von Thylacoleo carnifex aus dem Plistozän von Queensland. i = Inzisiven, c = Eckzahn, p und m = Backenzähne, 1/6 natürlicher Größe. (Nach A. Smith-Woodward.)

Wichtiger ist dagegen die im Quartär Australiens entdeckte Gattung Thylacoleo, welche ungefähr die Größe eines Panthers erreichte. Der Gesamteindruck des Schädels (Fig. 17) ist katzenartig, da er eine stark verkürzte Schnauze, weit ausladende Jochbögen und sehr tiefe Schläfengruben besitzt. Alles spricht dafür, daß Thylacoleo, der von seinem ersten Bearbeiter R. Owen den Namen carnifex erhielt, in der Tat ein Raubtier war, bei welchem die großen Backenzähne mit scharfen Schneiden die Aufgabe der Brechscherenzähne der Raubtiere zu erfüllen hatte, während die Rolle der Raubtiereckzähne bei Thylacoleo von den Schneidezähnen übernommen wurde. Die Finger endeten in scharfen, großen, gebogenen Krallen. Das Tier war ein Höhlenbewohner ähnlich wie die Höhlenhyäne der europäischen Eiszeit; man hat seine Reste nur in Knochenhöhlen entdeckt.

Die Familie der Wombate oder Phascolomyiden umfaßt das größte fossile Beuteltier Diprotodon australe (Fig. 18 und 19), mit dem sich auch kein lebendes an Größe und Plumpheit messen kann. Dieses Tier erreichte die Größe eines Nashorns und war

ein Pflanzenfresser, der am Rande der großen südaustralischen Salzsümpfe in der Eiszeit lebte und sich vorwiegend von Salzpflanzen ernährte, wie der erhaltene Mageninhalt einiger aus dem Salzboden des Callabonnasees ausgegrabenen Kadaver beweist. Die Stellung der Skelette in diesem Salzboden ist eine derartige, daß man annehmen darf, daß die Tiere bei der Suche nach der Tränke oder Salzlecke zu tief in den Schlamm gerieten und sich nicht mehr befreien konnten. Die auffallendsten Merkmale bietet das Glied-

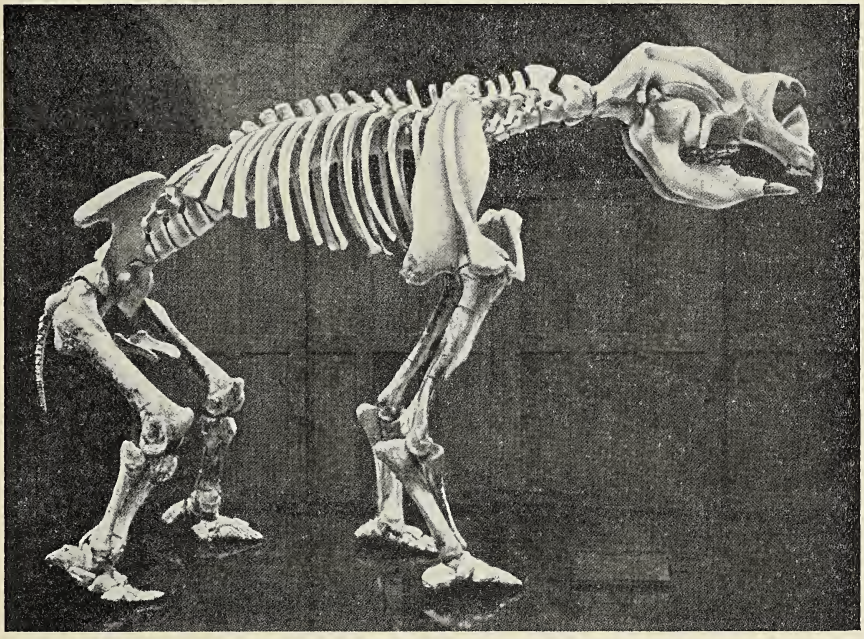


Fig. 18. Rekonstruiertes Skelett von Diprotodon australe aus dem Plistozän des Salzsees Lake Callabonna in Südaustralien, entdeckt von E. C. Stirling. Körperlänge 4 m, Höhe über 2 m. (Nach A. Smith-Woodward.)

maßenskelett von Diprotodon australe (Fig. 19). Hand und Fuß sind hoch spezialisiert gewesen; namentlich im Fuß sind die drei mittleren Zehen verkümmert, die Großzehe sowie das fünfte Metatarsale sehr verstärkt und unförmig. Die Tarsalia sind zu enormen Knochenklumpen entwickelt, ebenso die Carpalia. Das Tier kann sich nur sehr schwerfällig, wie mit Klumpfüßen bewegt haben.

Die fleischfressenden Beutler bilden als Polyprotodontia die dritte Unterordnung der Beuteltiere. Sie erscheinen zum ersten Male in der oberen Trias von Nordkarolina (Dromatherium und

Microconodon), sowie in der Trias von Südafrika (Tribolodon und Karoomys). Diese kleinen Formen sind möglicherweise Übergangsformen zwischen den Reptilien und Säugetieren, aber die

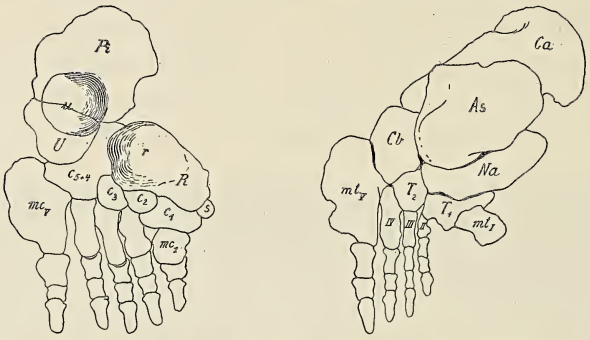


Fig. 19. Links: Hand, rechts: Fuß von Diprotodon australe aus dem Plistozän Südaustraliens. Pi = Pisiforme, U = Ulnare, R = Radiale, u = Gelenkfläche gegen die Ulna, r = Gelenkfläche gegen den Radius, s = Sesambein, c 1—5 distale Carpalia, mc = Metacarpalia, Ca = Calcaneus, As = Astragalus, Cb = Cuboid, Na = Naviculare, T_1, T_2 = Cuneiformia, mt = Metatarsalia, II, III, IV = Metatarsalia der 2.—4. Zehe. $^1/_8$ natürlicher Größe. (Nach E. C. Stirling.)

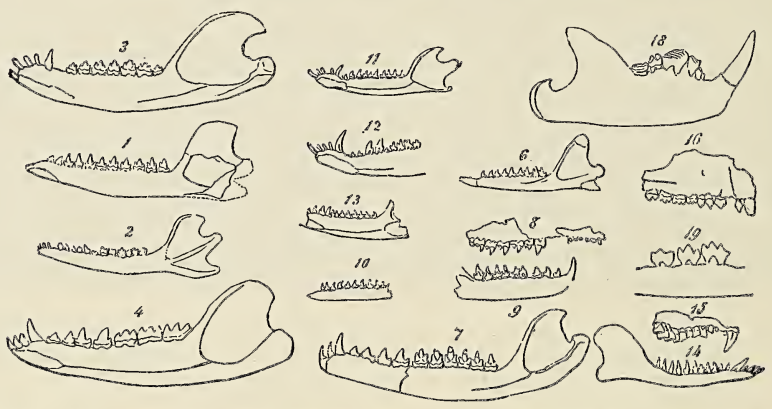


Fig. 20. Die Kiefer primitiver Säugetiere aus dem Jura Englands. Natürliche Größe. I. Marsupialia, Allotheria, Plagiaulacidae: Plagiaulax (18), Bolodon (16). II. Marsupialia, Polyprotodontia, Triconodontidae: Amphilestes (1), Triconodon (4), Phascolotherium (3), Spalacotherium (7), Peralestes (8). III. Placentalia, Pantotheria: Amphitherium (2), Peramus (6), Leptocladus (10), Amblotherium (11), Achyrodon (13), Peraspalax (9), Phascolestes (12), Stylodon (14), Kurtodon (= Athrodon) (15). IV. Incertae sedis: Stereognathus (19). (Nach H. F. Osborn, 1888.)

Reste sind bisher viel zu dürftig, um aus ihnen irgendwelche weitergehende Schlüsse ableiten zu können.

Im oberen Jura Englands (Purbeckschichten) und in etwas jüngeren Ablagerungen Nordamerikas (Atlantosaurus-Beds) sind

mehrere Gattungen entdeckt worden, welche Osborn als Triconodonta zusammenfaßte. Es sind das durchwegs sehr kleine Tiere mit einem Gebißtyp, den wir unter den lebenden Insektenfressern wiederfinden; wir werden kaum fehlgehen, wenn wir auch diese alten zwerghaften Säugetierahnen als Insektenfresser ansprechen, die wahrscheinlich nächtlicherweile auf Raub ausgingen. Die wichtigsten Gattungen unter diesen kleinen Beutlern sind: Amphilestes (Fig. 20 und 23), Triconodon, Triacanthodon, Phascolotherium aus England, während aus Nordamerika und zwar aus Wyoming die Kieferreste des kleinen Priacodon und Tinodon vorliegen. Diese winzigen Zeitgenossen der riesenhaften Dinosaurier wie Brontosaurus, Diplodocus, Allosaurus usf. sind zwar nur aus sehr dürftigen Resten bekannt, aber immerhin zeigt ihr Gebißbau

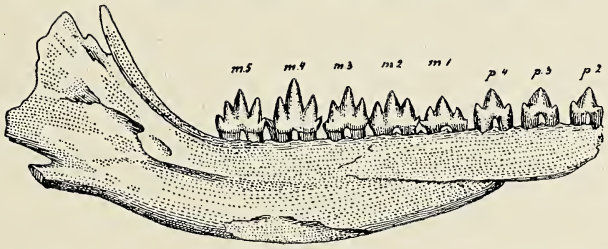


Fig. 23. Unterkiefer von Amphilestes Broderipii aus den Schichten von Stonesfield in England (Mitteljura = Dogger), stark vergrößert (in natürl. Größe abgebildet in Fig. 20, 1). (Nach H. F. Osborn.)

wichtige Merkmale in genetischer Hinsicht. Die Backenzähne dieser kleinen Säugetiere bestanden noch aus drei hintereinander stehenden Spitzen mit einem starken Basalband auf der Innenseite der Zahnkrone; der Unterkieferwinkel war nach innen eingebogen, wie dies noch heute bei den polyprotodonten Beuteltieren der Fall ist.

Die echten Raubbeutler (Dasyuriden) treten heute im Eozän Patagoniens mit Procladosictis auf; erst im Miozän Argentiniens werden sie häufiger, und zwar zeigen die verschiedenen Formen, welche als Ahnen und Vorläufer der lebenden Beutelwölfe (Thylacynus) anzusehen sind, daß nicht nur die diprotodonten Beutler, sondern auch die polyprotodonten von Vorfahren mit Kletterfüßen abstammen, da ihre Großzehe z. B. bei Amphiproviverra aus dem patagonischen Miozän noch opponierbar war, was nur während des Lebens der Vorfahren im Geäste der Bäume entstanden sein kann. In der Tat zeigt denn auch schon Prothylacynus aus denselben Schichten, daß die Großzehe infolge Nicht-

gebrauches der Reduktion anheimfiel; beim lebenden Beutelwolf endlich ist die Großzehe verschwunden. Zwischen Prothylacynus und Amphiproviverra schiebt sich noch Cladosictis ein, so daß wir folgende Stufenreihe der Großzehenverkümmerung erhalten: Amphiproviverra (Großzehe groß und noch opponierbar) ➔ Cladosictis (Großzehe bereits funktionslos, verkürzt) ➔ Prothylacynus

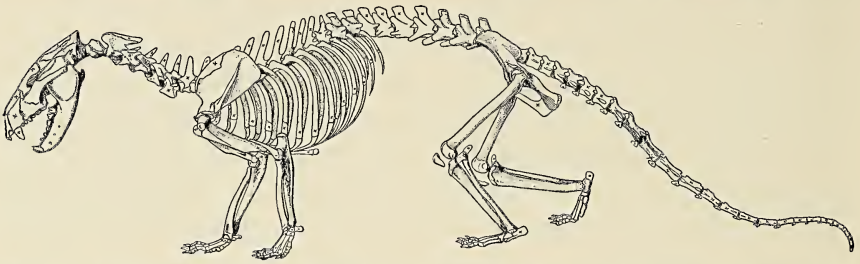


Fig. 21. Rekonstruktion des Skelettes von Prothylacynus patagonicus aus dem Miozän (Santa-Cruz-Schichten) Patagoniens, in ungefähr $^1/_{12}$ der natürl. Größe. (Skelettlänge etwa 140 cm.) Die Großzehe ist zwar noch vorhanden, aber bereits stark verkümmert. (Nach W. J. Sinclair.)

(Großzehe bis auf einen kurzen Stummel verkümmert, Fig. 21) ➔ Thylacynus (Großzehe verloren).

Diese Reihe ist in mehrfacher Hinsicht von Interesse. Sie zeigt nicht nur, daß noch im Miozän die Vorfahren der heute auf

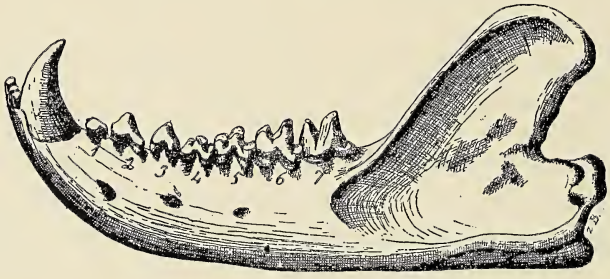


Fig. 22. Unterkiefer von Prothylacynus patagonicus aus dem Miozän Patagoniens. In $^1/_2$ natürlicher Größe. (Nach F. Ameghino.)

Australien beschränkten Beutelwölfe in Südamerika lebten und dort noch im Miozän erloschen sind, sondern sie zeigt auch, daß die Entwicklung dieser Beutelwolfreihe verhältnismäßig schnell vor sich gegangen sein muß. Ähnliche Erscheinungen zeigen übrigens auch einzelne südamerikanische Huftierstämme, wie die Proterotheriden, deren Reste in denselben Schichten wie Amphiproviverra usw. auftreten (Santa-Cruz-Schichten), und auch bei diesen scheint die Entwicklung sehr rasch vor sich gegangen zu sein.

Betrachten wir den Unterkiefer von Prothylacynus patagonicus (Fig. 22), so fällt uns auf, daß der kleinste Backenzahn, von hinten nach vorne gezählt, der vierte ist und daß er gleichzeitig der kleinste ist. Dieser Zahn unterscheidet sich in seiner Form sehr wesentlich von den vor ihm stehenden kegelförmigen Zähnen.

Dieses Verhalten ist genau dasselbe wie bei den lebenden Polyprotodontiern, bei welchen wir nicht drei bleibende »Mahlzähne«, sondern vier beobachten. Es wird nämlich von den fünf Milchbackenzähnen bei den fleischfressenden Beutlern nur der vorderste gewechselt und durch einen Kegelzahn ersetzt, der den dem Milchgebiß angehörenden beiden Kegelzähnen hinter dem Eckzahn in der Form gleicht. Bei den Creodontiern und den aus ihnen hervorgegangenen Raubtieren wird dagegen nicht nur der vorderste Milchmahlzahn, sondern auch der zweite gewechselt, so daß dann nur mehr die letzten drei Mahlzähne definitiv stehen bleiben. Diese Art des Gebißwechsels ist für die polyprotodonten Beutler sehr bezeichnend und schließt die von einigen vermuteten Zusammenhänge mit den echten placentalen Raubtieren aus; die placentalen Säugetiere und die Polyprotodontier sind zwar mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit als nächste Stammesverwandte anzusehen, aber die Trennung liegt weit zurück und fällt wahrscheinlich in die Triasformation, wenn nicht schon in die Permformation.

Die echten Beutelratten, die sich seit ihrem ältesten Auftreten in der Erdgeschichte vor allem durch die auffallend hohe Zahl der Schneidezähne auszeichnen, wodurch sie an die mesozoischen Beutler erinnern (oben 5, unten 4 Inzisiven jederseits), treten erst in der obersten Kreide Nordamerikas auf, sind aber zweifellos eine sehr alte Gruppe der Beutler, die in vielen Merkmalen primitiv geblieben ist und sicher viel weiter zurückreicht als in die Kreideformation. In Europa kennt man sie vom Eozän an; sie verschwinden wieder vollständig im Miozän. Aus Südamerika sind gleichfalls fossile Beutelratten aus dem Miozän bekannt, die zum Teil nur aus sehr dürftigen Überresten bestehen.

Die Gattung Caroloameghinia aus den untereozänen Notostylops-Schichten Argentiniens dürfte an die Beutelratten anzuschließen sein, da sie wie diese 5 obere und 4 untere Schneidezähne jederseits besitzt, doch ist ihre genaue Stellung noch ziemlich unsicher. Max Schlosser macht darauf aufmerksam, daß die Zahnkronen der Backenzähne einerseits mit Nagern und anderseits

mit Affen Ähnlichkeiten besitzen; leider liegt von dieser Gattung, welche eine große phylogenetische Bedeutung besitzen könnte, nur ein mangelhaft erhaltener Unterkieferast vor.

B. Die Säugetiere mit Placenta (Placentatiere).

Seit uralten Zeiten der Erdgeschichte sind die placentalosen Säuger von den Placentaliern getrennt. Merkwürdigerweise haben sich die ersteren, als deren letzte Ausläufer sich die Monotremen und Marsupialier bis in die Gegenwart erhalten haben, niemals zu einem gleich hohen Blütegrad wie die Placentalier aufgeschwungen.

Die Wurzel der verschiedenen Placentalierstämme, unter denen sich die Gruppe der Huftiere oder Ungulaten am reichsten und vielgestaltigsten entwickelt hat, liegt in den Insektenfressern, die unter allen heute noch lebenden Placentaliern die tiefste Entwicklungsstufe einnehmen. Die Insectivoren sind aus mesozoischen Ablagerungen noch nicht bekannt, doch dürfte ihr Fehlen wohl nur auf Rechnung der »Lückenhaftigkeit der geologischen Urkunde« zu setzen sein.

Den Übergang von den placentalen Insectivoren zu den placentalosen Marsupialiern bilden kleine insectivore Säugetiere, deren Reste in mittel- und oberjurassischen Ablagerungen Englands (Stonesfieldschichten und Purbeckschichten) und im Oberjura Nordamerikas (Atlantosaurus-Beds von Wyoming) angetroffen worden sind. Man hat diese kleinen Säugetiere früher zu den Marsupialiern gestellt, aber Osborn hat darauf aufmerksam gemacht, daß dem Unterkiefer dieser kleinen Formen der für die Beutler bezeichnende Unterkieferfortsatz an der Innenseite der unteren Unterkieferecke fehlt, wie dies bei den Placentaliern Regel ist; daher ist es wohl richtiger, diese kleinen mesozoischen Übergangsformen zwischen Marsupialiern und Placentaliern den letzteren als die Ordnung der Pantotheria (oder Trituberculata) anzureihen.

Die erhaltenen Reste der Pantotherien bestehen fast nur aus Unterkieferresten und einzelnen Zahnreihen des Oberkiefers, sind also überaus dürftig. Die oberen Backenzähne sind dreihöckerig (trituberkulär) und besitzen einen dreieckigen Umriß der Kaufläche; dies zeigt z. B. Kurtodon aus den Purbeckschichten Englands. Die unteren Backenzähne sind gleichfalls dreieckig, aber die Spitze des Dreiecks sieht nicht wie bei den oberen Backenzähnen nach innen, sondern nach außen. Außerdem ist aber an den unteren Zähnen noch ein »Talonid« vorhanden, so daß die

unteren Backenzähne tuberkulosektorialen Bau aufweisen. Die unteren Schneidezähne sind meistens spatelförmig.

Die Zahl der Zähne ist bei den Pantotherien viel größer als bei den Insectivoren und den aus ihnen hervorgegangenen Stämmen, soweit nicht viel später in einzelnen Zweigen der Placentalier neuerlich eine Erhöhung der Zahnzahl eingetreten ist (z. B. bei den Zahnwalen, welche die größte Zahnzahl unter allen placentalen Säugern erreichen, ferner beim Riesengürteltier Priodon, das bis 25 Zähne in jeder Kieferhälfte trägt, und bei der merkwürdigen kleinen Canidengattung aus West- und Südafrika, Otocyon, die allein von allen Raubtieren vier Molaren in jedem Kiefer besitzt). Im ganzen sind bei den Pantotherien bis zu 16 Zähnen in jeder Kieferhälfte vorhanden, doch ist schon bei dem oberjurassischen Paurodon aus Wyoming die Zahnzahl auf 11, also auf dieselbe Ziffer wie bei den normal bezahnten Placentaliern herabgesunken (3 Schneidezähne, 1 Eckzahn, 4 Lückenzähne, 3 Mahlzähne), während die primitiveren Pantotherien 3—4 Schneidezähne, 1 Eckzahn, 4—5 Lückenzähne und 3—8 Mahlzähne in jeder Kieferhälfte besaßen. Bemerkenswert ist das Vorhandensein zweier Wurzeln bei dem Eckzahn, eine Erscheinung, die sich auch bei den primitiven Insectivoren erhalten hat und z. B. beim Igel noch heute zu beobachten ist.

Die Pantotheria gliedern sich in verschiedene Stämme. Die Familie der Amphitheriiden enthält die ältesten bekannten Gattungen aus den Stonesfieldschichten Englands (mittlere Juraformation), Amphitherium und Amphitylus, während Peramus und Leptocladus in den oberjurassischen Purbeckschichten Englands gefunden worden sind.

Die Familie der Amblotheriiden umfaßt sieben Gattungen, und zwar stammen Amblotherium, Peraspalax und Achyrodon aus dem Oberjura Englands, dagegen Phascolestes, Laodon, Stylodon (= Kurtodon? = Stylacodon?) und Asthenodon aus dem oberen Jura von Wyoming. Die Gruppe der Diplocynodontiden ist nur aus dem Oberjura von Wyoming bekannt (Diplocynodon, Docodon und Enneodon), ebenso Paurodon als der einzige bisher bekannte Vertreter der Paurodontiden.

Diese kleinen Säugetiere sind, obwohl nur aus wenigen Überresten und zwar fast nur aus Unterkieferresten bekannt, doch von außerordentlicher Bedeutung für die Geschichte des Säugetierstammes.

Aus der Kreideformation fehlen uns die historischen Dokumente über den weiteren Verlauf der Entwicklung des Pantotherienstammes gänzlich. Erst im Untereozän von Reims in Frankreich begegnen wir wieder primitiven Säugetieren, aber diese erscheinen hier schon als typische Insektenfresser. Ohne allen Zweifel muß die Entstehung der Insektenfresser weit hinter dem Eozän liegen und in das Mesozoicum fallen. Wo aber diese Entstehung vor sich gegangen ist, darüber fehlen uns bis heute alle Dokumente.

Von vorzeitlichen Insektenfressern oder Insectivoren ist verhältnismäßig sehr wenig bekannt. Die ältesten Vertreter wurden im Eozän Nordamerikas und Europas gefunden; aus dem Tertiär Südamerikas kennen wir nur einen sehr dürftigen Rest eines fossilen Insektenfressers, der als Necrolestes beschrieben und in die Verwandtschaft der heute auf Südafrika beschränkten Goldmulle oder Chrysochloriden gestellt wurde. Obwohl die Insektenfresser eine außerordentlich alte Gruppe der Säugetiere darstellen, so fehlt sie dennoch merkwürdigerweise in Australien, und es ist auch kein fossiler Insectivore aus der australischen Faunenregion bekannt.

Die Familie der Leptictidae ist gänzlich erloschen. Die Gattung Palaeictops ist aus den Wasatch-Beds, Leptictis aus den White River-Beds bekannt. Die Maulwürfe oder Talpidae erscheinen mit der Gattung Nyctitherium zuerst im Mitteleozän Nordamerikas (Bridger-Beds) und sind von da an in verschiedenen Tertiärablagerungen Europas und Nordamerikas anzutreffen. Die Gattung Talpa tritt zuerst im europäischen Miozän, Myogale in der europäischen Eiszeit auf.

Obwohl die Familie der Spitzmäuse oder Soricidae jedenfalls eine sehr alte ist, kennen wir ihre ältesten Vertreter erst aus dem Oligozän Nordamerikas (Protosorex in den White-River-Beds). Auch der uralte Stamm der Igel oder Erinaceidae ist erst seit dem Eozän bekannt; im Obereozän Frankreichs sind Reste von Necrogymnurus entdeckt worden, während die ältesten Igelreste Nordamerikas in oligozänen Ablagerungen gefunden worden sind.

Im Miozän Europas begegnen wir maulwurfartigen Insektenfressern, welche aber nicht mit den Maulwürfen enger verwandt sind, sondern einen selbständigen Ast des Insectivorenstammes repräsentieren, der heute vollständig erloschen ist. Diese Gattungen

(Dimylus, Plesiodimylus, Cordylodon und Metacordylodon) unterscheiden sich von den echten Maulwürfen durch den Bau der Backenzähne und werden als die Familie der Dimylidae zusammengefaßt.

Den bisher aufgezählten Familien reihen sich weitere an, deren systematische Stellung noch nicht ganz sichergestellt ist. Manche erinnern an Halbaffen, wie die Adapisoricidae mit Adapisorex und Adapisoriculus aus dem untersten Eozän Frankreichs oder die Hyopsodontidae mit zahlreichen Arten der Gattung Hyopsodus (Fig. 24) aus dem Eozän Nordamerikas (von den Wasatch-Beds bis zu den Uinta-Beds). Wahrscheinlich sind diese beiden noch im Eozän ausgestorbenen Familien mit den Primaten tatsächlich verwandt und bezeichnen ungefähr die Stelle, wo die Affen von den Insektenfressern abzweigten, ohne daß es jedoch mit voller Sicherheit möglich wäre, sie als Übergangsformen zwischen den beiden Stämmen zu bezeichnen. Auch die Familie der Mixodectidae nimmt eine eigentümliche Zwischenstellung ein. Diese kleinen Tiere, deren älteste Reste aus den Torrejon-Beds von Neumexiko bekannt sind (Olbodotes und Mixodectes) erinnern so auffallend an Primaten, daß sie früher dieser Gruppe eingereiht wurden; H. F. Osborn betont gewisse Ähnlichkeiten zwischen den Mixodectidae und den Nagetieren und hält sie unter der Bezeichnung »Proglires« für die Ahnen der Nagetiere; M. Schlosser rückt dagegen ihre Beziehungen zu den Hyopsodontiden in den Vordergrund und reiht sie den Insectivoren ein. Diese verschiedenen Auffassungen

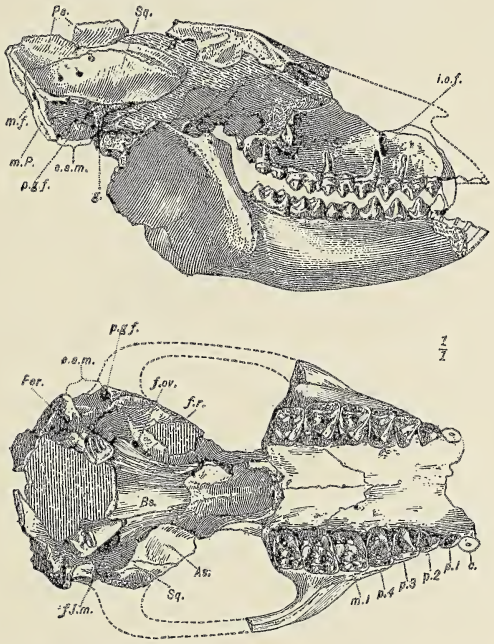


Fig. 24. Schädel von Hyopsodus paulus aus dem Mitteleozän (Bridger-Beds) Nordamerikas. Natürliche Größe. (Nach H. F. Osborn.)

über die systematische Stellung der Mixodectiden beweisen indessen, daß diese Gruppe eine Reihe von Gattungen umfaßt, die in der Nähe der Spaltungsstelle zwischen Insectivoren, Nagetieren und Affen stehen und somit eine große phylogenetische Bedeutung besitzen. Leider kennen wir von einigen dieser Gattungen nur sehr dürftige Reste. Olbodotes, Mixodectes (Fig. 25) und Indrodon gehören dem untersten Eozän Nordamerikas an (Torrejon-Beds), Cynodontomys dem Untereozän (Wasatch-Beds), Microsyops und Smilodectes dem Mitteleozän (Bridger-Beds). Vor kurzem ist in Metolbodotes ein Vertreter dieser Familie auch aus dem Unteroligozän Ägyptens bekannt geworden.

Einer sehr merkwürdigen Gruppe begegnen wir in den Pantolestiden. Auch bei dieser Familie gehen die Ansichten der Forscher über die verwandtschaftlichen Beziehungen und die systematische Stellung weit auseinander. Die einen betonten gewisse Ähnlichkeiten mit den primitivsten Paarhufern; die anderen reihen sie nach Matthews Vorschlag den Insektenfressern ein, während Schlosser auf gewisse Beziehungen mit den Creodontiern hinweist. Es handelt sich wohl auch bei diesen Formen um Gattungen, denen vielleicht eine große phylogenetische Bedeutung zukommt, die wir heute noch nicht klar zu erkennen vermögen. Die Vertreter der Pantolestiden sind nur aus dem Eozän Nordamerikas bekannt, denn die Zuweisung der Gattung Ptolemaia aus dem Unteroligozän Ägyptens zu den Pantolestiden ist noch sehr fraglich. Am besten bekannt ist die Gattung Pantolestes aus den mitteleozänen Bridger-Beds, die unverkennbare Anpassungserscheinungen an das Leben im Wasser zeigt; die Gliedmaßen weisen Formen auf, die an Robben erinnern; der Schwanz ist auffallend lang und scheint eine ähnliche Rolle als Lokomotionsorgan gespielt zu haben wie der Schwanz der Fischottern.

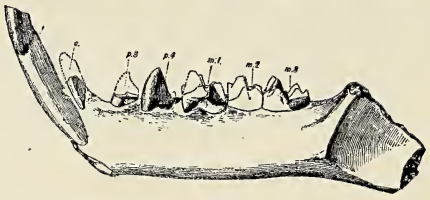


Fig. 25. Unterkiefer von Mixodectes pungens. — Torrejon-Beds. $^2/_1$ natürlicher Größe. (Nach H. F. Osborn, 1912.)

Wohl die merkwürdigste Gruppe aller bisher bekannten vorzeitlichen Insectivoren ist jedoch die Familie der Tillodontidae, die seinerzeit als eine selbständige Säugetierordnung angesehen wurde, was Osborn auch jetzt noch vertritt; Schlosser reiht

jedoch diese Gruppe den Insektenfressern ein und begründet dies mit gewissen Merkmalen des Schädels und Unterkiefers, der im ganzen raubtierartig gebaut ist, aber in wichtigen Punkten mit den Insectivoren übereinstimmt. Tillotherium (Fig. 26) aus dem Mitteleozän Nordamerikas (Bridger-Beds) hat die Größe eines Bären erreicht; sein Skelett ist fast vollständig erhalten. Esthonyx ist der älteste Vertreter der Tillodontiden (Wasatch-Beds); ob Platychoeropus hier anzureihen ist, kann heute kaum beantwortet werden, da die bisher vorliegenden Reste zu dürftig sind. Es wäre Platychoero-

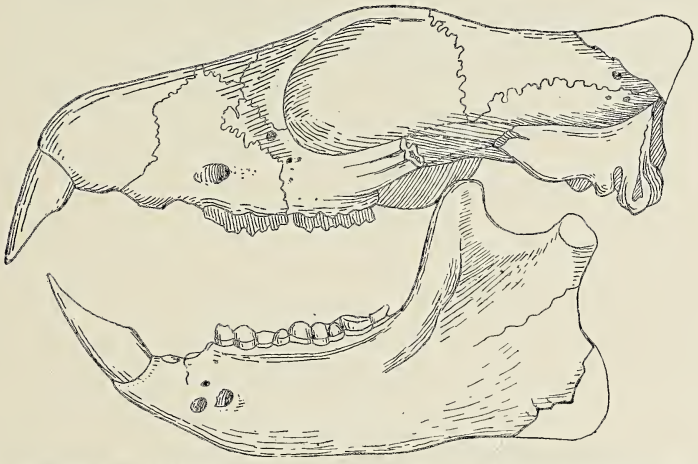


Fig. 26. Schädel von Tillotherium fodiens aus der Uintatheriumzone der Bridger-Beds von Wyoming, Nordamerika. $^1/_4$ natürl. Größe. (Nach O. C. Marsh.)

pus ein europäischer Vertreter der Tillodontiden, da die fraglichen Reste im Mitteleozän Englands gefunden worden sind.

Fassen wir zusammen, was wir über diese bisher besprochenen Gruppen der vorzeitlichen Insektenfresser wissen, so müssen wir sagen, daß wir hier vor einer großen Zahl ungelöster Fragen stehen. Wir sehen heute nur so viel, daß die Insektenfresser aus sehr kleinen, primitiven Marsupialiern des Mesozoicums hervorgegangen sind und daß sie unverkennbare Beziehungen zu Primaten, Nagetieren und Raubtieren besitzen. Wir dürfen jedoch nicht erwarten, in eozänen Ablagerungen, und seien es auch die ältesten Tertiärablagerungen, Aufschlüsse über die Abspaltung der genannten Stämme von den Insektenfressern zu erwarten, da neben diesen Formen, welche Merkmale verschiedener Ordnungen vereinigt zeigen, schon typische Vertreter der höheren Ordnungen erscheinen. Die Gruppen der Hyopsodontiden, Mixodectiden,

Plesiadapiden und Pantolestiden stehen den Spaltungsstellen zwar sehr nahe, aber die Abspaltung der Primaten, Nagetiere und Protungulaten muß weiter zurückliegen und zum mindesten in die obere Abteilung der Kreideformation fallen. Bevor wir nicht aus kretazischen Schichten Reste von Insektenfressern finden, welche unverkennbare Beziehungen zu den genannten höheren Ordnungen aufweisen, werden wir den Verlauf dieses Abschnittes der Stammesgeschichte der Säugetiere nur in ganz nebelhaften Umrissen sehen.

Die Leptictidae, Talpidae, Soricidae, Erinaceidae, Dimylidae, Adapisoricidae, Hyopsodontidae, Mixodectidae, Plesiadapidae, Pantolestidae und Tillodontidae werden von Schlosser in der Gruppe Dilambdodonta zusammengefaßt und der Gruppe der Zalambdodonta gegenübergestellt. Die Dilambdodonta umfassen die Formen, welche echt trituberkuläre obere Molaren besitzen, in denen häufig noch ein überzähliger Höcker an der hinteren Innenecke der Krone zur Ausbildung gelangt (»Hypocon«), während die unteren Molaren tuberkulärsektorial gebaut sind und ein kräftiges Talonid besitzen. Dagegen besitzen die Zalambdodonta einen ganz anderen Bau der Molaren. Bei diesen sind im Oberkiefer die Außenhöcker verkümmert, und im Unterkiefer erscheint das Talonid zurückgebildet. Dieser Unterschied ist so wichtig, daß die Abtrennung beider Gruppen voneinander durchaus gerechtfertigt ist. Den Zalambdodonten gehören zunächst die Goldmulle oder Chrysochloriden an, die heute auf Südafrika beschränkt sind, aber im Miozän Patagoniens durch Necrolestes und im Oligozän Nordamerikas durch Xenotherium vertreten waren. Von den heute auf Madagaskar und Kuba beschränkten Centetiden sind dürftige Spuren aus dem Oligozän der Vereinigten Staaten nachgewiesen worden. Vor kurzem ist auch in den Torrejon-Beds von Neumexiko ein Angehöriger dieser Familie entdeckt worden, den W. D. Matthew 1913 als Palaeoryctes puercensis beschrieb (Fig. 27).

In sehr früher Zeit, wahrscheinlich in der Kreideformation, sind aus den Insektenfressern die Fledermäuse oder Chiroptera hervorgegangen. Man teilt sie in zwei Gruppen: 1. Microchiroptera (kleine insektenfressende Formen) und 2. Macrochiroptera (große, früchtefressende Formen). Nur im Eozän Frankreichs und zwar in den Phosphoriten des Quercy sind Fledermausreste häufiger gefunden worden; sonst gehören sie in älteren Tertiärablagerungen zu großen Seltenheiten und werden erst im

Pliozän und der Eiszeit häufiger. Ihre Seltenheit ist in ihrer Kleinheit und der geringen Erhaltungsmöglichkeit begründet.

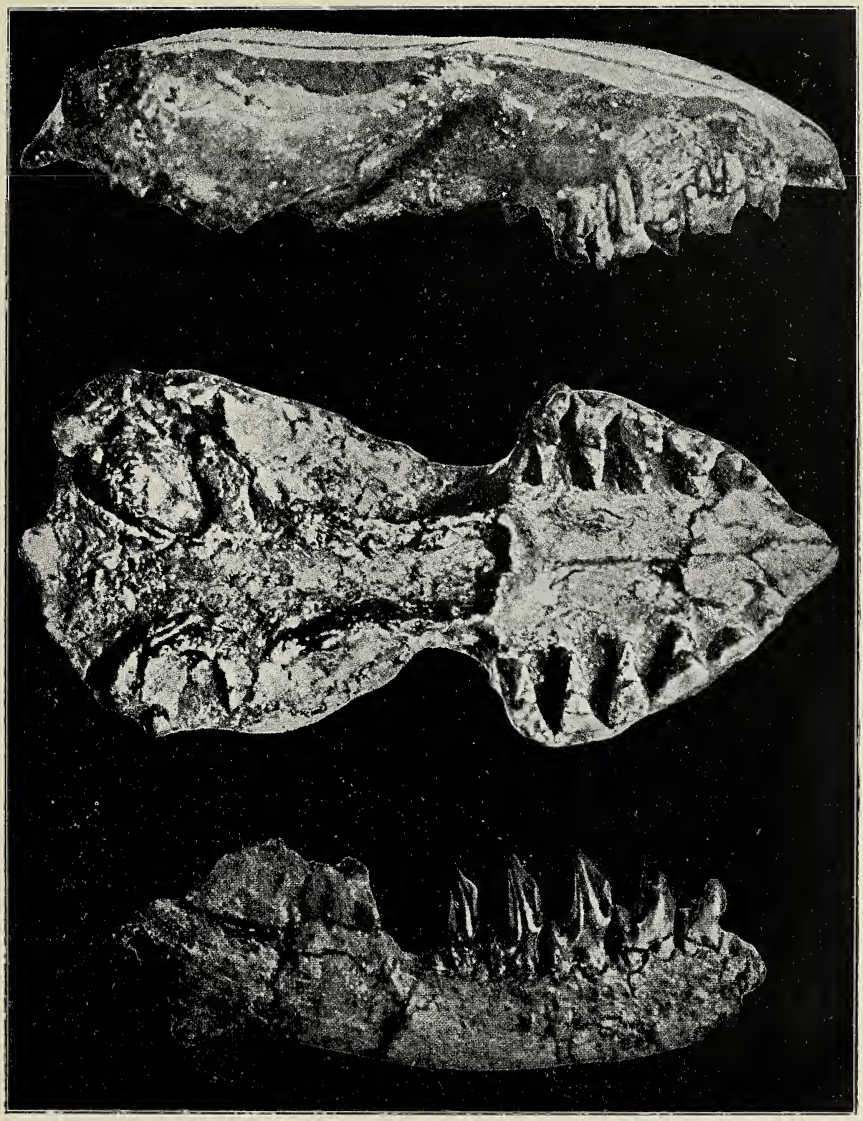


Fig. 27. Schädel und Unterkiefer von Palaeoryctes puercensis aus dem Basaleozän (Torrejon-Beds) von Neumexiko. 5 mal vergrößert. (Nach W. D. Matthew, 1913.)

Von Megachiropteren ist bisher nur eine einzige fossile Gattung bekannt, Archaeopteropus, die in den oberoligozänen Ligniten von Monteviale in Oberitalien entdeckt wurde (Fig. 28).

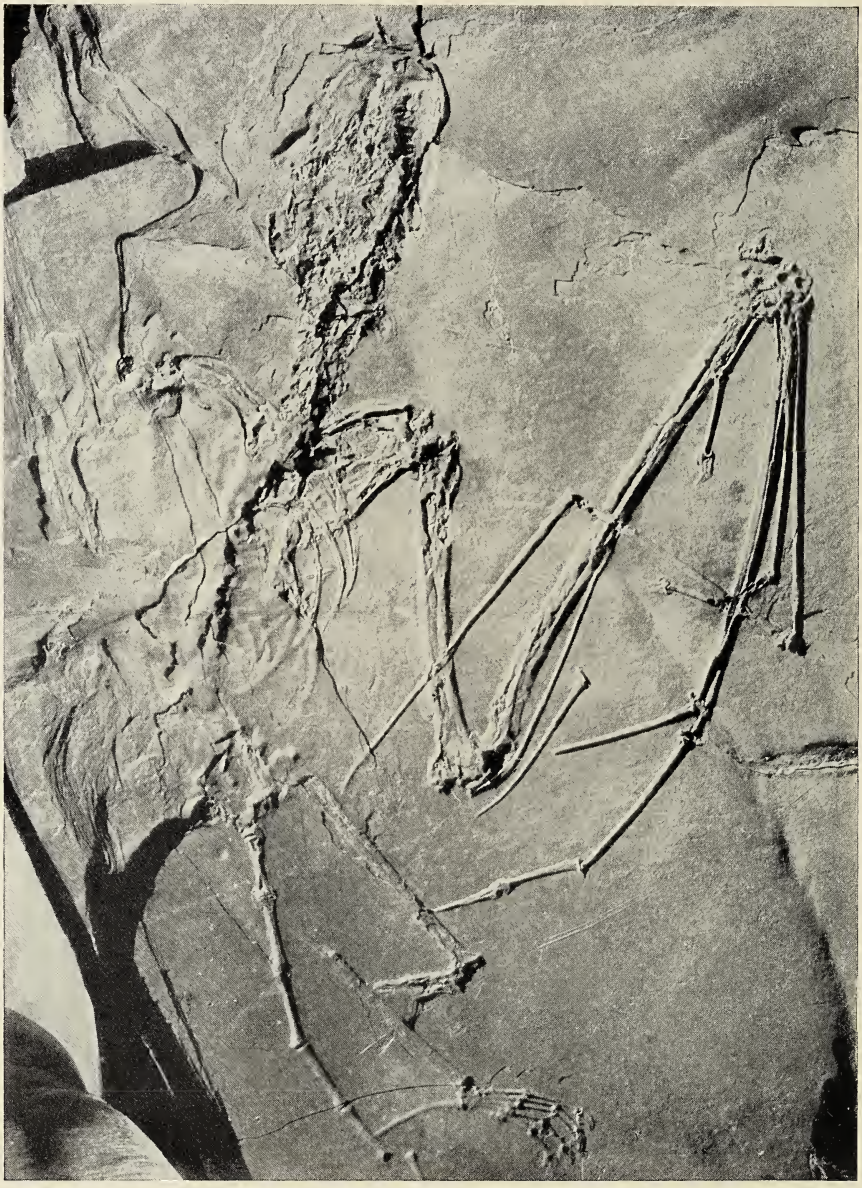


Fig. 28.

Archaeopteropus transiens, der einzige bis jetzt bekannte fossile »fliegende Hund« (ein Vertreter der Megachiropteren) aus den oberoligozänen Ligniten des Monte Viale in Oberitalien. Ungefähr $^1/_2$ natürliche Größe. (Nach L. Meschinelli.)

Die vorzeitlichen Raubtiere.

Die zwei größten und mächtigsten Zweige des Säugetierstammes sind die Ungulaten und die Carnivoren. Während die ersteren eine ungeheuere Formenfülle entwickelt haben, das Gebiß die mannigfaltigsten Spezialisationen erreicht hat und die Umformung der ursprünglich sehr einfach gebauten Gliedmaßen auf sehr verschiedenen Wegen erfolgt ist, stellen die Landraubtiere einen merkwürdig einheitlich gebliebenen Stamm dar, der an Formenreichtum hinter den Ungulaten weit zurücksteht, wenige extreme Spezialisationen aufweist und in der Differenzierung des Gebisses kaum mit den hochspezialisierten Gebißtypen der Ungulaten einen Vergleich aushalten kann. Abgesehen von der einseitigen Spezialisation der Machairodonten, deren Eckzähne sich zu gewaltigen Hauern ausgebildet haben, ist das wesentliche Merkmal der phylogenetischen Entwicklung des Landraubtiergebisses in einer Reduktion und Vereinfachung des Gebisses gelegen. Die Umformung der Gliedmaßen hält ebenfalls keinen Vergleich mit jener der Ungulaten aus und ist in allen Gruppen der Landraubtiere auf relativ tiefer Stufe stehen geblieben. Dagegen haben die Landraubtiere in der Spezialisation des Gehirnes eine hohe Entwicklungsstufe erreicht, die nur mit jener der Primaten verglichen werden kann.

Ursprünglich sind die placentalen Raubtiere ausschließlich Landbewohner gewesen. Zu verschiedenen Zeiten hat jedoch vom Lande aus eine Einwanderung der Raubtiere in das Süßwasser und in das Meer stattgefunden. Im frühen Eozän hat sich vom Stamm der Landraubtiere ein Zweig losgelöst, der sich rasch an das Leben im Meere anpaßte und die Wurzel des außerordentlich formenreichen, in der Gruppe der Delphinoceten noch heute in voller Blüte stehenden Stammes der Cetaceen darstellt. In späterer Zeit hat sich der Stamm der Pinnipedier vom Stamm der Landraubtiere getrennt, ist aber nach frühzeitiger Erreichung der Anpassung an das Meeresleben auf einer verhältnismäßig tiefen Entwicklungsstufe stehen geblieben. In der Gegenwart sehen wir in Enhydris marina, dem Seeotter, eine Form, die einen Übergang von den Flußottern zu einem neuen Stamme mariner Raubtiere darstellt.

Während die Pinnipedier und die Ottern den Carnivoren angegliedert zu werden pflegen, wird die Gruppe der Cetaceen allgemein als eigene Ordnung von den Carnivoren abgetrennt,

obwohl sie mit den Raubtieren durch die Stammgruppe der Urwale oder Archaeoceten eng verbunden ist.

Die ältesten Raubtiere, welche sich bis zu einem gewissen Grade schwer von den Insektenfressern unterscheiden lassen und zweifellos aus ihnen hervorgegangen sind, haben sich schon frühzeitig in verschiedene Stämme gespalten. Die Vorfahren der Raubtiere müssen kleine, baumbewohnende Tiere etwa von der Größe und dem Aussehen der Beutelratten gewesen sein, welche die Fähigkeit besaßen, Daumen und Großzehe den übrigen Fingern und Zehen gegenüberzustellen oder zu »opponieren«. Erst spät verschwindet die Fähigkeit der Opponierbarkeit des Daumens und ist bei dem baumbewohnenden Wickelbär der Gegenwart (Cercoleptes caudivolvulus) auch heute noch nicht ganz verloren gegangen. Hand und Fuß waren somit im primitiven Zustande fünfzehig, und der Verlust der Seitenzehen ist erst spät eingetreten, ohne jemals zu Anpassungssteigerungen an das Laufen zu führen, wie uns dies die verschiedenen Huftierstämme zeigen, bei denen hochgradige Umformungen des Gliedmaßenskelettes eingetreten sind, wie uns z. B. Pferde oder Gazellen zeigen.

Das Gebiß hat sich ursprünglich vom Insectivorengebiß kaum wesentlich unterschieden und bestand oben und unten jederseits aus drei Schneidezähnen (Inzisiven), einem Eckzahn (Canin), vier Lückenzähnen (Prämolaren) und drei Mahlzähnen (Molaren) nach vollzogenem Zahnwechsel. Ursprünglich waren noch keine Zähne des Backenzahnabschnittes besonders differenziert; »Brechscherenzähne«, wie sie z. B. die lebenden Katzen und Hyänen in hohem Ausbildungsgrade aufweisen, waren bei den ältesten Raubtieren überhaupt noch nicht ausgebildet.

Die Zahl der Rückenwirbel und Lendenwirbel hat zusammen bei den ältesten Raubtiertypen nicht mehr als 20 betragen, und diese Zahl ist im Stamme der Carnivoren mit wenigen Ausnahmen bis zur Gegenwart dieselbe geblieben. Das Gehirn war bei den ältesten Carnivoren sehr klein und ungefurcht und hat sich erst später und zwar ganz unabhängig in den verschiedenen Stämmen der Raubtiere schrittweise vervollkommnet.

Das ursprünglich vielzähnige und wenig differenzierte Gebiß der ältesten Raubtiere erfuhr bei überwiegender Fleischnahrung und räuberischer oder aasfressender Lebensweise eigentümliche Veränderungen.

Bei den Insektenfressern sind die oberen Mahlzähne trituber-

kulär, die unteren Mahlzähne tuberkulosektorial, also sehr ähnlich wie bei den polyprotodonten Beuteltieren gebaut. Die Prämolaren wirkten ursprünglich mit ihren scharfen Spitzen und Schneiden als Apparate zum Zerbeißen der Beute, während die Molaren zum Zerkauen dienten. Die Eckzähne haben die Hauptaufgabe, zusammen mit den Schneidezähnen die Beute zu erfassen und aus derselben Stücke loszureißen. Sie sind daher als die eigentlichen »Reißzähne« zu bezeichnen, und es gibt ein ganz falsches Bild von der Funktion des Raubtiergebisses, wenn die auffallend vergrößerten Backenzahnpaare z. B. eines Löwen (das sind die oberen letzten Prämolaren und die unteren ersten Molaren) als »Reißzähne« bezeichnet werden, während sie in Wirklichkeit als Brechscherenapparate funktionieren.

In dem Maße, als sich das Gebiß der ältesten Raubtiere zu einem Brechscherengebiß umformt, vergrößern sich bestimmte Zahnpaare im Ober- und Unterkiefer und entwickeln sich zu »Brechscherenzähnen«, wobei der tuberkuläre Abschnitt der Backenzähne zurücktritt und der schneidende Außenkegel besonders verstärkt wird. Nicht immer ist es aber dasselbe Zahnpaar, das im Ober- und Unterkiefer eine derartige Umformung erfährt; die Geschichte der Raubtiere lehrt, daß von den ältesten Raubtieren verschiedene Wege eingeschlagen worden sind, um ein Brechscherengebiß durch Verstärkung zweier Zahnpaare in den hinteren Kieferabschnitten herauszubilden und daß die hinter diesen verstärkten Zahnpaaren stehenden Molaren in ganz verschiedener Weise reduziert worden sind.

Durch die vorzüglichen Untersuchungen von W. D. Matthew über die alttertiären Raubtiere wissen wir, daß sich die Stammgruppe schon frühzeitig in verschiedene Äste spaltete, von denen viele schon im Alttertiär abstarben, während nur ein einziger sich erfolgreich weiter entwickelte und die Ahnengruppe der heutigen Raubtiere wurde. Die Gesamtzahl der alttertiären Raubtiere pflegt heute als »Creodonta« bezeichnet zu werden, und zwar umfaßt diese künstliche Gruppe sowohl jene Stämme, die völlig erloschen sind, als auch die Wurzeln der lebenden Raubtiere. Die erloschenen Creodonta bezeichnet W. D. Matthew als die Stämme der Acreodi und Pseudocreodi und faßt sie als »Creodonta inadaptiva« zusammen, während er die Ahnen der lebenden Raubtiere oder Fissipedia als Eucreodi den Acreodi und Pseudocreodi gegenüberstellt und sie als »Creodonta adaptiva« abtrennt.

Die Gesichtspunkte, die für die Trennung der Creodonta in Acreodi, Pseudocreodi und Eucreodi maßgebend waren, beziehen sich auf die verschiedene Ausbildung des Brechscherenapparates.

Bei den lebenden Raubtieren sind, mit Ausnahme der Bären (Ursidae) und Waschbären (Procyonidae), im Oberkiefer der vierte Prämolar (P^4), im Unterkiefer der erste Molar (M_1) als Brechscherenzahn entwickelt[1]). Bei den Creodonten fehlen entweder diese Scherenzähne gänzlich oder es sind Ansätze zu einer Verstärkung des Antagonistenpaares $\frac{P^4}{M_1}$ vorhanden, oder es sind $\frac{M^1}{M_2}$ oder $\frac{M^2}{M_3}$ als Scherenzähne ausgebildet.

Ursprünglich besaßen die Creodontier kein Scherengebiß, wie z. B. das kleine Deltatherium fundaminis aus der Familie der Oxyclaenidae zeigt; dieses überaus primitive Raubtier, das der Wurzel des Raubtierstammes sehr nahe steht, ist in den Torrejon-Beds Nordamerikas entdeckt worden (Fig. 30).

Vom Insectivorengebiß ausgehend sehen wir, daß dem M^3 ein Antagonist im Unterkiefer fehlt, da M_3 dem M^2 gegenübersteht. Für eine Ausdehnung und Größenzunahme des M^3 ist im Oberkiefer kein Raum vorhanden; nach vorne kann die Vergrößerung nicht erfolgen, da dem M^3 der Wall der vor ihm durchgebrochenen Molaren als unüberwindliches Hindernis entgegensteht. In der Tat ist bei keinem Creodontier der M^3 als Scherenzahn spezialisiert worden.

Der M^2 ist der erste Zahn, der bei einem erloschenen Creodontenstamme vergrößert wurde und der dem etwas vergrößerten M_3 gegenübersteht. Die Vergrößerung des M^2 hat bereits zur Eliminierung des M^3 geführt; der Hinterrand von M^2 ragt bis zum Gaumenrand vor. Eine weitere Vergrößerung des Antagonistenpaares $\frac{M^2}{M_3}$ war ausgeschlossen. Diesen Typus repräsentierten die Hyaenodontiden (Fig. 29, I und Fig. 33).

---

[1]) Zur leichteren Darstellung und Unterscheidung oberer und unterer Zähne wird entweder bei oberen die Zahnnummer in der betreffenden Serie über, bei unteren unter einen Strich gestellt, oder, wie im folgenden, bei oberen Zähnen, die ihre Reihenfolge bezeichnende Zahl neben die obere Hälfte des Buchstabens gestellt (z. B. P^4), bei unteren neben die untere (z. B. P_4).

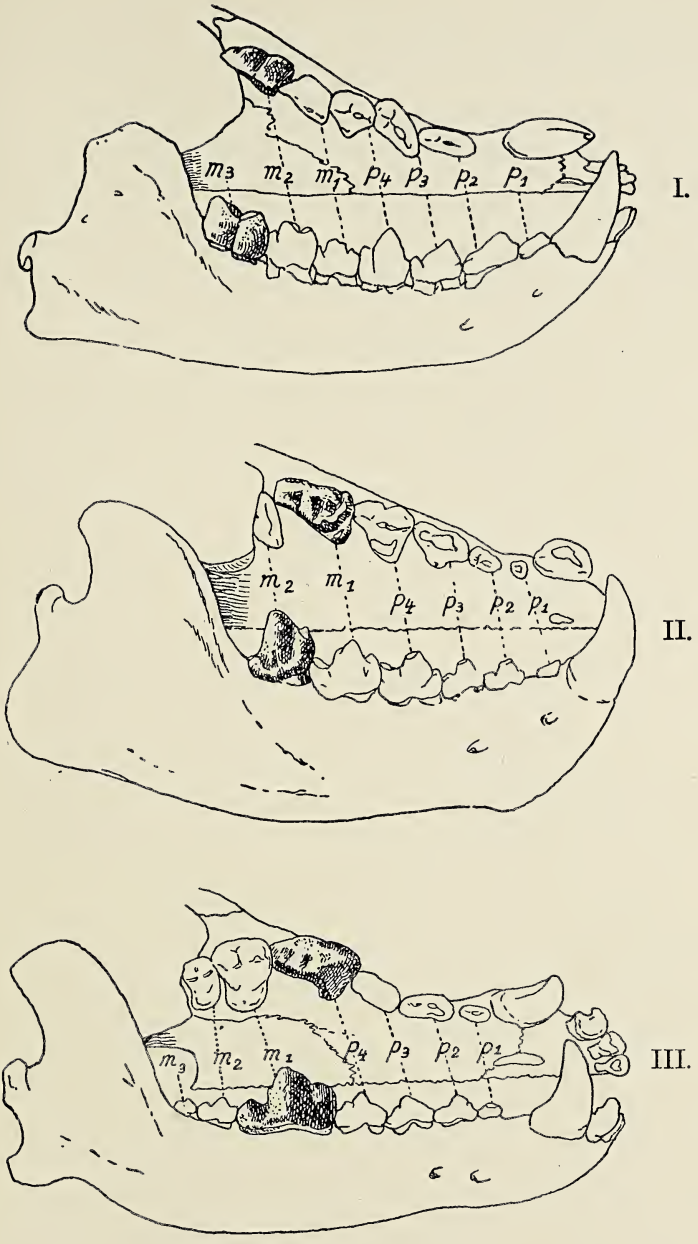


Fig. 29. Die verschiedenen Wege der Ausbildung des Brechscherenapparates im Carnivorengebiß. I. Hyaenodon, II. Oxyaena, III. Wolf. Nach W. D. Matthew. Aus der Festschrift für Spengel, Zoolog. Jahrb., Festband, XV. Bd., Suppl. 1 (1912), Seite 602.

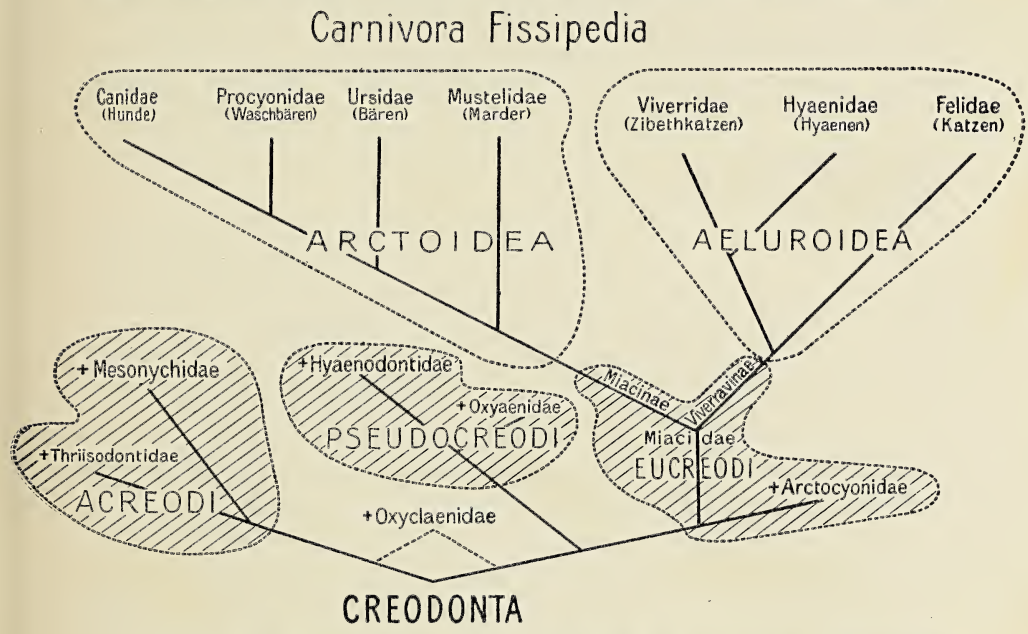
Der zweite Weg zur Schaffung eines Scherengebisses war die Heranziehung des Antagonistenpaares $\frac{M^1}{M_2}$. Auch dieser Weg mußte zur Unterdrückung der hinteren Zähne führen. Die erloschene Creodontenfamilie der Oxyaeniden zeigt, daß durch die Größenzunahme des M^1 nach hinten der M^2 nach innen aus der Zahnreihe herausgedrängt wurde und der M^3 überhaupt nicht mehr zur Entwicklung kam; im Unterkiefer wurde der M_3 unterdrückt, so daß M_2 an Raum gewann. War auch der Platz zur Entfaltung des Antagonistenpaares $\frac{M^1}{M_2}$ bei den Oxyaeniden größer als der Platz für $\frac{M^2}{M_3}$ bei den Hyaenodontiden, so war doch bei der Wahl des dritten Weges, der Vergrößerung des Antagonistenpaares $\frac{P^4}{M_1}$, der Platz noch geräumiger. Dieser Weg ist von der Creodontenfamilie der Miaciden eingeschlagen worden, der einzigen Familie, welche sich in ihren Nachkommen, den lebenden Fissipediern, bis heute erhalten hat. Alle anderen Creodontenstämme mit den Scherenapparaten $\frac{M^2}{M_3}$ und $\frac{M^1}{M_2}$ sind schon frühzeitig erloschen.

Die ältesten Carnivoren (z. B. Arctocyon und Triisodon des Basaleozäns, Didymictis und Sinopa des Untereozäns) besaßen ein kleines, wenig spezialisiertes Gehirn, dessen Entwicklungsstufe mit jener der Beutler zu vergleichen ist. Im Laufe der Tertiärzeit tritt in den verschiedenen Stämmen unabhängig voneinander eine auffallende Spezialisierung und Größenzunahme des Gehirns ein.

Die ältesten Carnivoren besaßen fünfzehige Gliedmaßen; Hand und Fuß waren plantigrad, alle Krallen scharf, Daumen und Großzehe abstehend und bis zu einem gewissen Grade opponierbar, wenn auch nicht so stark wie bei den Herrentieren. Diese Merkmale beweisen, daß die Ahnen der Carnivoren eine arboricole, kletternde Lebensweise führten. Bei fortschreitender Anpassung an das Schreiten und Laufen traten Veränderungen im Gliedmaßenbau ein, die vor allem in einer Vertiefung der Astragalusrolle, einer Verfestigung der Knöchelgelenke, Verlängerung der Metapodien, Verbreiterung der Krallen und einer Reduktion der Finger und Zehen bestehen. Diese Reduktion betrifft entweder den Daumen allein, so daß der Fuß tetradactyl wird, oder es entsteht

durch Reduktion der ersten und fünften Zehe ein tridactyler Fuß. Obwohl also die Anfänge einer Artiodactylie und Perissodactylie bei den Carnivoren vorhanden sind, so hat doch kein einziges Raubtier eine gleich hohe Spezialisationsstufe der Gliedmaßen erreicht, wie sie für die Mehrzahl der Huftiere bezeichnend ist.

Bei den Fissipediern und ihren Ahnen unter den Creodonten ist der Fußbau artiodactyl (paraxonisch), bei den Hyaenodontiden und Oxyaeniden perissodactyl (mesaxonisch). Die erloschenen Mesonychiden waren artiodactyl und ihre Krallen waren hufartig.



Bei den Fissipediern sind die Krallen mitunter verbreitert und nie gespalten; bei ihren Ahnen, den Miaciden, komprimiert, spitz und nie gespalten; bei den Hyaenodontiden, Oxyaeniden und Mesonychiden spitz oder verbreitert und immer gespalten.

Im Carpus sind im Laufe der phylogenetischen Entwicklung Verwachsungen eingetreten; ursprünglich getrennt, verschmelzen bei den jüngeren Formen Centrale, Intermedium und Radiale, doch begegnen wir Verwachsungen von Centrale und Radiale schon bei den untereozänen Arctocyoniden.

Die Systematik der lebenden Raubtiere oder Fissipedier ist im wesentlichen vollkommen geklärt, und zwar unterscheidet man unter ihnen zwei schon seit sehr alter Zeit scharf geschiedene Stämme, 1. die Arctoidea und 2. die Aeluroidea. Der erstere

umfaßt die Hunde, Waschbären, Bären und Marder, die zweite Gruppe enthält die Zibethkatzen, Katzen und Hyänen. Die Funde vorzeitlicher Raubtiere haben uns über den Zusammenhang der beiden Fissipedierstämme mit den Creodonten über die wichtigsten Punkte Aufklärung verschafft, da die Arctoidea durch die Miacinae und die Aeluroidea durch die Viverravinae mit der Gruppe der Eucreodi innig zusammenhängen. Sehr groß ist jedoch die Schwierigkeit einer übersichtlichen systematischen Gruppierung der gesamten Raubtiere; die Trennung von Fissipediern und Creodontiern ist seit der Ermittlung der Übergangsformen zwischen beiden Gruppen eine rein künstliche und unnatürliche geworden. Wir sind einstweilen nicht in der Lage, die Ergebnisse der stammesgeschichtlichen Forschungen über die Raubtiere auch im System restlos zum Ausdruck zu bringen.

Fig. 30. Die oberen Backenzähne (P^2 P^3 P^4 M^1 M^2 M^3) von Deltatherium fundaminis (Familie Oxyclaenidae) aus den Torrejon-Beds des San Juan-Basin in Neumexiko. Natürliche Größe. Der Hypocon ist hier »orimentär«, d. h. er beginnt als kleiner, aus dem Basalband hervorgehender Schmelzhöcker. (Nach H. F. Osborn.)

Die primitivste Gruppe der Raubtiere, die als Acreodi zusammengefaßt wird, ist durch das gänzliche Fehlen von Brechscherenapparaten im Gebisse gekennzeichnet. Die Wurzel der gesamten Raubtiere dürfte in der Nähe der noch unvollständig bekannten Oxyclaenidae (Fig. 30) aus dem untersten Tertiär (Torrejon und Puerco) Nordamerikas liegen; die verhältnismäßig gut bekannten Mesonychidae lebten vom Puerco bis Ober-Uinta in Nordamerika und vom Untereozän bis zum Mitteleozän auch in Mitteleuropa. Die wichtigsten Gattungen sind Hyaenodictis (Untereozän von Cernays bei Reims und Belgiens), Hapalodectes (Wasatch-Beds und Wind-River-Beds, Nordamerika), Pachyaena (Mitteleozän von Paris), Harpagolestes (Mitteleozän und Obereozän Nordamerikas), Synoplotherium (Mitteleozän Nordamerikas) und Mesonyx (ebenda, Fig. 31). Fuß und Hand waren nach dem Typus der Paarhufer gebaut (»paraxonisch«); Daumen und Großzehe fehlten dem hundeartig gestellten Mesonyx, dessen Krallen gespalten, breit und hufartig waren. Von den kleinen Triisodontidae, welche die zweite Familie der Acreodi bilden, sind zwar zahlreiche verschiedene Vertreter bekannt, aber es liegen von ihnen nur dürftige Reste vor.

Die Pseudocreodi bilden die zweite Gruppe der Creodonta. Bei ihnen tritt ein Brechscherengebiß auf, aber es besteht niemals aus $\frac{P^4}{M_1}$ wie bei den Fissipediern und ihren Ahnen, sondern es ist entweder aus dem $\frac{M^2}{M_3}$ (Hyaenodontidae) oder aus $\frac{M^1}{M_2}$ aufgebaut (Oxyaenidae). Die Ausbildung dieses Brechscherenzahnpaares führte zur Unterdrückung der hinter ihm stehenden Zahnpaare, da die größer werdenden Brechscherenzähne für die hinteren Molaren keinen Platz mehr übrig ließen.

Hand und Fuß der Pseudocreodi waren fünfzehig und die Krallen der Finger und Zehen gespalten. Wahrscheinlich sind die Oxyaeniden zum Teile terrestrische, zum Teile sumpfbewohnende

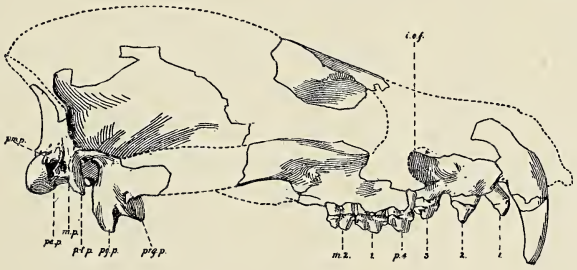


Fig. 31. Mesonyx obtusidens. Unterer Bridger, Wyoming. $^1/_4$ natürlicher Größe. (Nach W. D. Matthew.)

Räuber gewesen, da die Gliedmaßen einiger Gattungen auffallend stark gespreizte Zehen besitzen. Die Hyaenodontiden zeigen (mit Ausnahme von Apterodon) Anpassungen an das Laufen auf festem Boden, wobei die Achse von Hand und Fuß durch den Mittelfinger und die Mittelzehe läuft. Die allgemeine Körpergröße der Hyaenodontiden war die von Fuchs und Schakal, aber einige erreichten die Größe eines Tigers. Die primitiveren Gattungen der Hyaenodontiden werden als »Proviverrinae« zusammengefaßt, doch darf aus dieser Bezeichnung nicht der Schluß gezogen werden, daß sie die Vorläufer der Zibethkatzen oder Viverriden wären; der Name »Proviverra« ist von Rütimeyer für eine kleine Raubtiergattung aus den mitteleozänen Bohnerzen der Schweiz zu einer Zeit aufgestellt worden, in der die genetischen Beziehungen der alttertiären Raubtiere zu den lebenden noch nicht geklärt waren, und daraus erklärt sich die unseren heutigen

Erfahrungen widersprechende Benennung dieser Gruppe, deren wichtigste Gattungen Sinopa aus dem Untereozän und Mitteleozän Nordamerikas und Tritemnodon aus dem Mitteleozän Nordamerikas sind.

Die Hyaenodontinae sind aus den Proviverrinae hervorgegangen. Unter ihnen begegnen wir den größten Raubtieren des Alttertiärs; eine der häufigsten Gattungen war Hyaenodon (Fig. 32 und Fig. 33) im Alttertiär Europas und Nordamerikas; der gefährlichste Räuber ist wohl Pterodon gewesen, dessen Reste aus dem Oligozän von Canada, Mitteleuropa, Ägypten und Ostindien bekannt geworden sind und darauf schließen lassen, daß er die Größe eines starken Höhlenlöwen erreichte. Eine sehr merkwürdige Form ist Apterodon aus dem Oligozän Ägyptens. Der Schädel dieser Gattung (Fig. 34) ist auffallend lang und schmal und erinnert in zahlreichen Punkten an den ältesten der bisher bekannten Wale aus dem Mitteleozän Ägyptens (Protocetus atavus, vgl. Fig. 45, S. 83). Beweisen auch neben den Schädelmerkmalen die kurzen, gebogenen

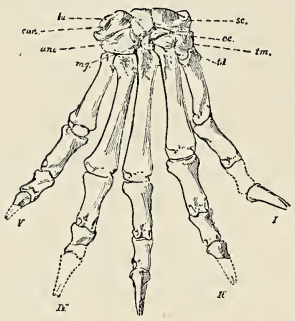


Fig. 32. Rechte Hand von Tritemnodon agile. $^1/_2$ natürlicher Größe. Unterer Bridger, Wyoming. (Nach W. D. Matthew.)

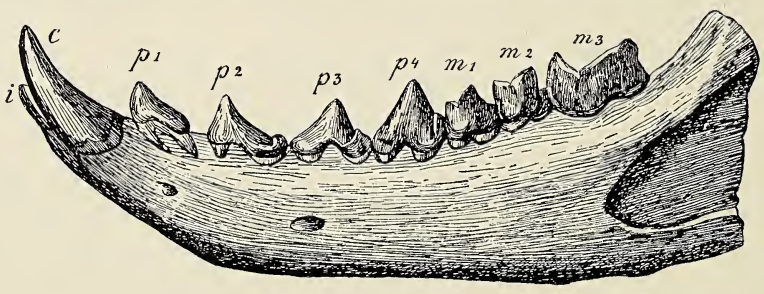


Fig. 33. Unterkiefer von Hyaenodon leptorhynchus aus den alttertiären (obereozänen) Phosphoriten des Quercy in Frankreich, $^9/_{10}$ natürl. Größe. (Nach H. Filhol.)

Schwimmfüße, daß Apterodon ein wasserbewohnender Räuber war, so spricht doch schon der Zeitunterschied dagegen, daß wir in ihm selbst einen Ahnen der Wale zu vermuten haben; indessen erscheint es keineswegs ausgeschlossen, daß aus älteren, untereozänen Verwandten von Apterodon der Stamm der Wale seinen

Ursprung genommen hat. Die terrestrischen Hyaenodontiden erlöschen im Oligozän.

Die Familie der Oxyaenidae waren teils langschnauzig (Limnocyoninae), teils kurzschnauzig (Oxyaeninae). Zu der ersten Gruppe gehörten Limnocyon (Fig. 35) mit sehr katzenähnlichem Gebiß, breitem Schädel und niedrigen, gebogenen Gliedmaßen. Dieses Tier, welches im nordamerikanischen Mitteleozän lebte, muß einen sehr merkwürdigen Anblick geboten haben.

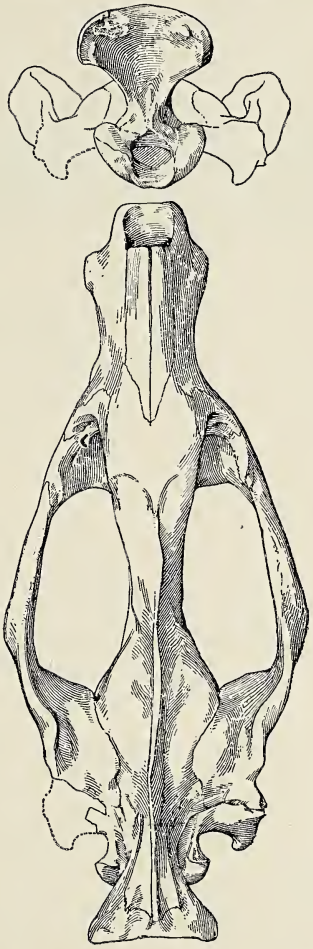


Fig. 34. Apterodon macrognathum aus dem Unteroligozän des Fayum, Ägypten, $^1/_3$ natürl. Größe. a Schädel von oben, b von hinten, c von rechts, d von unten. (Nach H. F. Osborn, 1909.)

Kleinere Formen waren Thereutherium aus dem Obereozän Frankreichs und Oxyaenodon aus den Uinta-Beds Nordamerikas. Zu den merkwürdigsten Formen der ganzen Gruppe der Pseudocreodi hat aber jedenfalls Machairoides aus den Bridger-Beds gehört; diese Gattung ist zwar nur aus einem Unterkiefer bekannt, aber dieser ähnelt in ganz auffallender Weise der Kieferform der Säbelzahntiger (Machairodontinen), wonach er auch seinen Namen erhielt.

Ebenso wie die Limnocyoninae haben auch die Oxyaeninae eine auffallende Ähnlichkeit mit Katzen, ohne jedoch mit ihnen näher verwandt zu sein. Daß man in früherer Zeit an solche Beziehungen zwischen diesen Gattungen und den Aeluroidea gedacht hat, beweisen die Namen Patriofelis (Fig. 36) und Oxyaena. Eine Zeitlang wurde Patriofelis als der Ahne der Robben betrachtet. Heute weiß man, daß diese Ähnlichkeiten nur einer gleichsinnigen Anpassung ihren Ursprung verdanken, während in den Einzelheiten des Gebisses, namentlich in der durchgreifend von den Katzen und Hyänen verschiedenen Ausbildung des Brechscheren-

apparats im Gebisse, so tiefgreifende Unterschiede zwischen den Oxyaeniden und den Aeluroidea bestehen, daß an eine direkte Verwandtschaft beider Gruppen nicht gedacht werden darf.

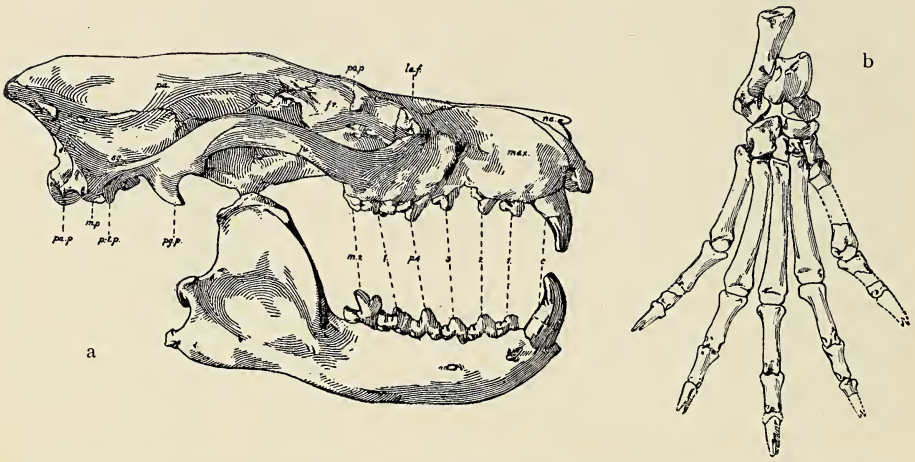


Fig. 35. Limnocyon verus. Oberer Bridger, Wyoming. a Schädel, b rechter Hinterfuß. $^1/_2$ natürlicher Größe. (Nach W. D. Matthew.)

Oxyaena, Patriofelis und Palaeonictis lebten im Untereozän und Patriofelis auch im Mitteleozän Nordamerikas; Palaeonictis ist auch im Untereozän Frankreichs entdeckt worden. Eine hochbeinige und im ganzen pantherähnliche Gattung von Katzengröße war Thinocyon aus den Bridger-Beds.

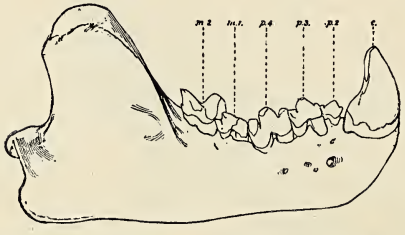


Fig. 36. Unterkiefer von Patriofelis ferox, oberer Bridger, Wyoming. $^1/_4$ natürlicher Größe. (Nach W. D. Matthew.)

Während alle bisher besprochenen Familien der Creodontier völlig erloschen sind, begegnen wir in den Eucreodi den Ahnen der heutigen Raubtiere oder Fissipedier. Aber auch unter den Eucreodi sind einzelne Seitenzweige ohne Nachkommen erloschen. Ein solcher früh ausgestorbener Seitenast ist die Familie der Arctocyonidae, welche man früher zu den Bären in Beziehung zu bringen versucht hatte; es hat sich indessen gezeigt, daß die Bärenähnlichkeit der Arctocyoniden (Fig. 37) ebenso eine rein äußerliche ist wie die Katzenähnlichkeit der Oxyaeniden. Die Ähnlichkeiten

beruhen vor allem auf einer gleichsinnigen oder »konvergenten« Spezialisation des Gebisses, welches kein Raubgebiß war, sondern den Charakter eines omnivoren Raubtieres mit niedrigen Höckerzähnen aufweist, wobei kein Brechscherenapparat ausgebildet wurde, der ja auch den omnivoren Bären fehlt. Die Arctocyoniden sind eine sehr alte Gruppe der Creodonten und treten schon im ältesten Tertiär von Frankreich (Reims) und im Torrejon von Neumexiko auf (Claenodon mit bärenartig gebauten Gliedmaßen, die auf ein schwerfälliges Gehen hindeuten). In den Wind-River-Beds sind sie nicht mehr anzutreffen und scheinen also noch im Untereozän ausgestorben zu sein.

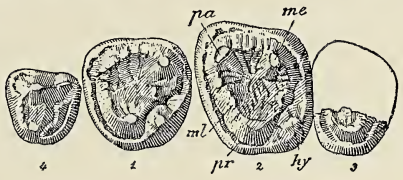


Fig. 37. Oberè Backenzähne ($P^4M^1M^2M^3$) von Anacodon ursidens (Familie der Arctocyonidae aus den Wasatch Beds (Untereozän) des Bighorn-Valley in Wyoming, in natürl. Größe. Die Backenzähne weisen in ihrer allgemeinen Form eine große Ähnlichkeit mit jenen des Gorilla und der Bären auf. (Nach H. F. Osborn.)

Die wichtigste Gruppe der Eucreodi sind die Miacidae, welche die Stammgruppe der modernen Raubtiere darstellen. Bei ihnen erscheint das aus $\frac{P^4}{M_1}$ bestehende Brechscherengebiß zum ersten Male; in der Hand sind sie primitiver als die Fissipedier gebaut, da Centrale, Intermedium und Radiale getrennt sind. Einzelne Miaciden stehen den Hunden und Bären nahe und bilden als Miacinae eine Unterfamilie der Miaciden; die wichtigsten Gattungen sind Miacis (Wasatch, Bridger, Uinta), Uintacyon (Wasatch, Bridger), Oodectes (Bridger), Vulpavus (Wind River, Bridger), Palaearctonyx (Bridger). — Die zweite Unterfamilie der Miaciden sind die Viverravinae, welche zu den Viverriden hinüberführen. Viverravus (Mittel- und Obereozän von Europa und Nordamerika) und Didymictis (Torrejon, Wasatch, Wind River) sind die einzigen bekannten Gattungen der Viverravinae.

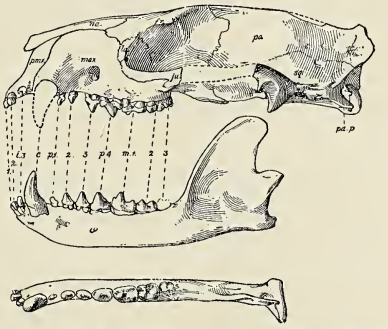


Fig. 38. Vulpavus profèctus, Unterer Bridger, Wyoming. $^1/_4$ natürlicher Größe. (Nach W. D. Matthew.)

Wir sehen somit, daß sich die Stämme der Aeluroidea

und der Arctoidea schon frühzeitig voneinander getrennt haben und daß die Spaltung beider Hauptstämme der Fissipedier bis in das Untereozän hinabreicht.

Die lebenden Raubtiere, die als Fissipedia oder »Carnivora vera« bezeichnet werden, sind in der überwiegenden Mehrzahl Räuber; nur wenige sind scheue, nächtliche Aasfresser und nur ein kleiner Teil lebt von gemischter Nahrung mit besonderer Bevorzugung der Pflanzenkost (z. B. Bären, Dachse, Waschbären). Bei diesen Allesfressern oder Omnivoren ist entsprechend der Nahrungsweise kein Brechscherenapparat im Gebisse ausgebildet, und die Backenzähne besitzen breite, niedrige, vielhöckerige Zahnkronen. Die Gliedmaßen sind nach dem Paarhufertypus gebaut, haben also »paraxonischen« Bau, wodurch sie in scharfem Gegensatz zu den »mesaxonischen« Pseudocreodi kommen, deren Gliedmaßen nach dem Unpaarhufertypus gebaut sind. Daumen und Großzehe fehlen selten. Nur die Bären sind ausgesprochene Sohlengänger oder »plantigrade« Schreittiere; diese Plantigradie ist aber keine ursprüngliche. Hierbei sind auffallenderweise nicht die inneren Finger und Zehen, sondern die äußeren, also der fünfte Finger und die fünfte Zehe am stärksten entwickelt.

Das Handskelett der Fissipedier befindet sich gegenüber dem der Vorfahren unter den Creodonten in einem vorgeschritteneren Zustand, da Verwachsungen einzelner Handwurzelknochen (Intermedium mit Centrale und Radiale) eingetreten sind.

Die Endknöchel der Finger sind immer zugespitzt und bisweilen zurückziehbar (»retraktil«) wie z. B. bei den Katzen. Das Gehirn ist hoch spezialisiert, groß und tief gefurcht; die knöcherne Gehörblase (Bulla tympanica) ist völlig verknöchert, was bei den älteren Creodonten nur sehr selten der Fall ist. Am weitesten ist die Spezialisation des Gebisses bei den Katzen und Hyänen vorgeschritten, wobei die hinteren Mahlzähne infolge der enormen Entwicklung der Brechscherenzähne rudimentär geworden sind; noch höher als die lebenden Feliden waren jedoch die ausgestorbenen Säbelzahntiger oder Machairodontinae spezialisiert.

Die Geschichte der Katzen oder Feliden ist nunmehr infolge einer größeren Zahl wichtiger Funde und der gründlichen Untersuchungen von W. D. Matthew sehr genau bekannt. Schon frühzeitig trennen sich von den Viverravinen zwei Äste ab, die sich im großen und ganzen gleichsinnig entwickelten und große Ähnlichkeiten aufweisen, so daß sie beide zusammen in der Fa-

milie der Feliden vereinigt werden; vergleicht man aber die Angehörigen der beiden Stammlinien in den Einzelheiten des Skelettbaues und der Gebißmerkmale, so sieht man, daß die Spezialisation der echten Katzen oder Felinae einerseits und der Säbelzahntiger oder Machairodontinae anderseits in ganz anderen Bahnen erfolgt ist.

Die Unterschiede der divergent verlaufenden Entwicklung beider Stämme zeigt folgender Vergleich (nach W. D. Matthew):

Merkmale	Felinae (noch lebend)	Machairodontinae (erloschen)
Kerben der Brechscherenzähne:	tief	seicht
Innenhöcker des oberen P^1:	gut ausgebildet	schwach
obere Eckzähne:	schrittweise verkümmernd	schrittweise vergrößert
untere Eckzähne:	schrittweise vergrößert	schrittweise verkümmernd
Vorderkopf:	hoch	niedrig
Hinterkopf:	niedrig	hoch
Zitzenfortsatz (Processus mastoideus):	schrittweise verkümmert	schrittweise vergrößert
P^3:	groß	sehr klein
P_3 und P_4:	fast gleich groß	P_3 rudimentär oder fehlend
Zehenstellung:	geschlossen	gespreizt
Großzehe:	schrittweise verkümmert	groß

Ein Vergleich von drei Felinenschädeln mit drei Machairodontinenschädeln zeigt die geringen Unterschiede der ältesten Vertreter (Dinictis und Hoplophoneus), während die jüngsten Gattungen (Felis und Smilodon) sehr verschieden sind. Vor allem fällt bei den jüngsten Säbelzahntigern, welche furchtbare Räuber gewesen sein müssen, die enorme Sperrweite der Kiefer auf, die mit einer exzessiven Verlängerung der oberen Reißzähne verbunden ist. Während bei den Katzen das Ergreifen der Beute durch das Zuklappen der Kiefer derart erfolgt, daß der Unter-

kiefer an den Oberkiefer bei unbeweglich gehaltenem Schädel hinaufgezogen wird, geschah das Schließen der Kiefer bei den Machairodontinen derart, daß der Unterkiefer zuerst weit nach

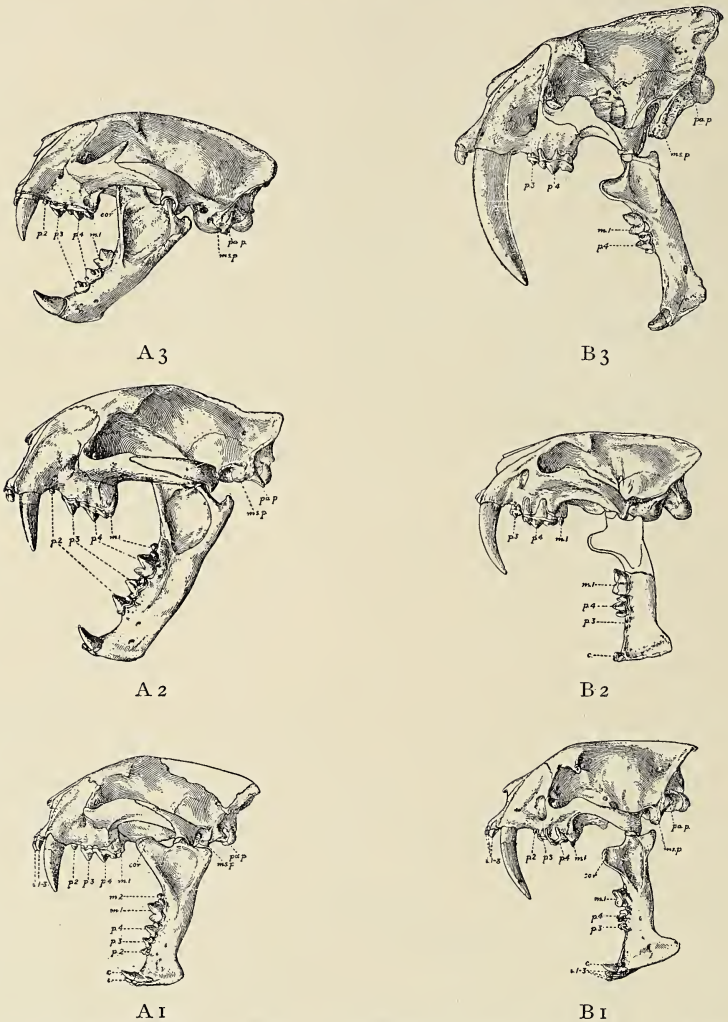
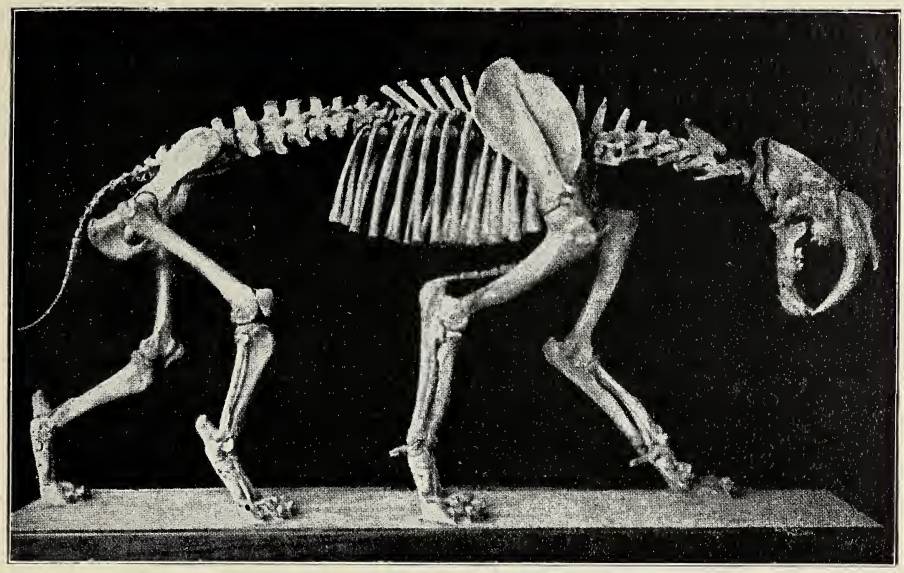
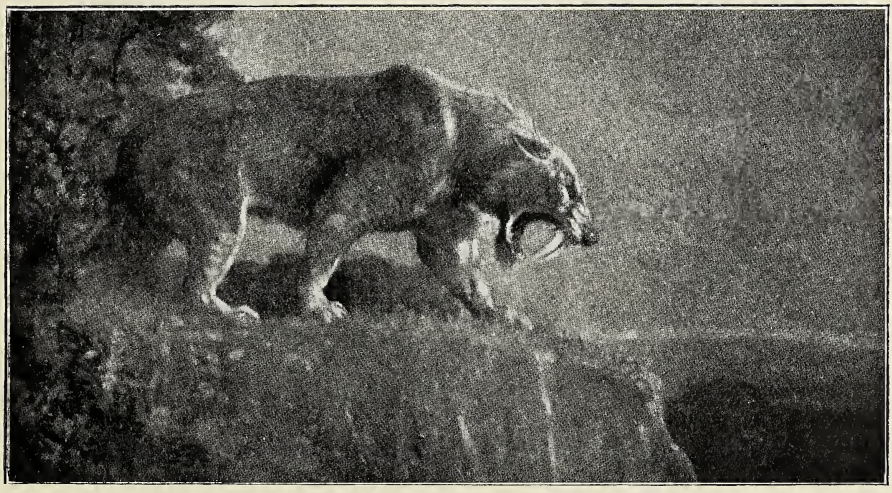


Fig. 39. Die Phylogenie der Felinen und Machairodontinen. A. Linke Reihe, von unten nach oben: **Felinae.** 1. Dinictis squalidens, White River, Nordamerika. 2. Nimravus gomphodus, John Day, Nordamerika. 3. Felis concolor, Rezent. B. Rechte Reihe, von unten nach oben: **Machairodontinae.** 1. Hoplophoneus primaevus, White River, Nordamerika. 2. Machairodus palmidens, Miozän von Sansan, Frankreich. 3. Smilodon californicum, Plistozän, Californien. (Nach W. D. Matthew, 1910.)

hinten und unten aufgerissen wurde, worauf der Schädel nach unten auf den Unterkiefer herabfiel und die mächtigen Hauer in das Opfertier von oben her eingeschlagen wurden.



A.



B.

Fig. 40. A. Skelett des kurzschwänzigen Smilodon neogaeum aus dem plistozänen Pampaslehm Argentiniens, im Museum von New York;
B. Rekonstruktion desselben durch Ch. R. Knight. (Nach H. F. Osborn, 1910.)

Die Hauptentfaltung der Machairodontinen fällt in das Pliozän und Plistozän. Im Pliozän waren verschiedene Arten der tigergroßen Gattung Machairodus in Europa und Asien häufig und

waren zweifellos die furchtbarsten Räuber unter den Carnivoren dieser Zeit. In Europa findet sich Machairodus noch im Plistozän, hat aber hier den Höhepunkt seiner Entwicklung bereits überschritten. Dagegen entfaltet sich der äußerste Zweig des Machairodontinenstammes in Nordamerika noch einmal in der Gattung Smilodon zu hoher Blüte; das kurzschwänzige Smilodon wandert nach Südamerika ein und erlischt hier erst im Plistozän, wo es in S. neogaeum eine bedeutende Körpergröße erreicht (Fig. 40).

Im Vergleiche mit der erloschenen Gruppe der Säbelzahntiger treten die echten Felinen während der Tertiärzeit stark in

Fig. 41. Schädel eines Höhlenlöwen (Felis spelaea) aus der Höhle von Mars bei Vence (Meeralpen), der von M. Boule (1906) als eine Varietät von Felis leo beschrieben wurde (var. Edwardsi), während ihn Bourguignat für einen Tiger gehalten hatte (Tigris Edwardsiana). $^1/_4$ der natürl. Größe. (Nach M. Boule.)

den Hintergrund. Erst im Pliozän werden sie häufiger; im Plistozän treten die ersten großen Katzen (Höhlenlöwe) auf.

Der Höhlenlöwe (Felis spelaea, Fig. 41) war in der Eiszeit Europas ziemlich verbreitet, ist aber überall nur selten anzutreffen und tritt niemals in solchen Mengen auf wie der Höhlenbär. Er hat noch in Mitteleuropa mit dem Menschen zusammen bis in die paläolithische Zeit hinein gelebt und hat sich wohl am längsten in den Gebirgen der Balkanländer und Kleinasien erhalten. Da Aristoteles die besondere Größe des Löwen hervorhebt, der noch zu seiner Zeit in Griechenland und Kleinasien einheimisch war, so scheint es, als ob dieser gewaltige Räuber erst spät ausgerottet

worden wäre. W. Soergel vermutet, daß er in Persien und Arabien in den dort heute noch lebenden Rassen des Felis leo aufgegangen ist.

Ebenso wie bei den Katzen ist auch bei den Hyänen oder Hyaenidae das Brechscherengebiß sehr gut ausgebildet, und infolgedessen sind die hinteren Molaren hochgradig verkümmert.

Das Gebiß ist zum Zerbrechen von Knochen vorzüglich geeignet, da die vorderen P in starke Kegelzähne umgewandelt sind (nur P_1 bleibt oben und unten klein).

Die Hyänen stammen wahrscheinlich von den Viverridae ab; eine Gattung aus dem Unterpliozän Europas und Asiens, Ictitherium, bildet wahrscheinlich das Bindeglied. Die Hyänen sind ausschließlich auf Eurasien und Afrika beschränkt geblieben.

In der Eiszeit lebten in Mitteleuropa drei Hyänenarten. Von diesen war Streifenhyäne (Hyaena striata) die häufigste; sie erscheint schon im Oberpliozän und lebte in der älteren Eiszeit im westlichen Mitteldeutschland, in Mittelfrankreich und England. Später drang sie auch nach Südfrankreich und Niederösterreich vor, war aber in noch späterer Zeit, und zwar noch in frühhistorischer Zeit, in Südeuropa und Westasien heimisch. Sie ist von allen Hyänen noch heute am weitesten verbreitet.

Die Tüpfelhyäne (Hyaena crocuta) wird von vielen Forschern als der lebende Nachkomme der Höhlenhyäne (Hyaena spelaea) betrachtet. Die Höhlenhyäne erschien in Europa zuerst in der mittleren Eiszeit und lebte vorzugsweise in höhlenreichen und felsigen Gegenden. An vielen Orten sind ihre Reste sowie die Reste ihrer Beutetiere in solchen Mengen angehäuft, daß man geradezu von fossilen Hyänenhorsten sprechen kann. Derartige Hyänenhorste sind aus England bekannt, wo die Höhlenhyänen in der Wooky-Schlucht bei Wells ihre Beutetiere in großen Rudeln jagten und sie über die Steilränder der Schlucht hinabhetzten, um am Boden derselben ihre Kadaver zu verzehren. Die Lindentaler Höhle bei Gera, die Ofneter Höhle, die Rösenbecker Höhle, die Irpfelhöhle in Schwaben sind Wohnstätten dieser nächtlichen Räuber und Aasfresser gewesen. Die Höhlenhyäne wurde meistens für den fossilen Vertreter der lebenden Tüpfelhyäne gehalten, aber W. Soergel hat es sehr wahrscheinlich gemacht, daß beide Arten getrennte Stämme darstellen und daß die Tüpfelhyäne schon frühzeitig aus Europa auswanderte, während die Höhlenhyäne zurückblieb und in der paläolithischen Zeit ausstarb. Die ältesten echten

Hyänen, die wir heute kennen, traten im unteren Pliozän (in der Fauna von Pikermi) auf.

Die Zibethkatzen (Viverridae) stammen von den nordamerikanischen Viverravinae ab und sind seit ihrer Auswanderung aus Nordamerika auf Eurasien und Afrika beschränkt geblieben. Im Miozän lebten echte Zibethkatzen in Europa (Progenetta incerta)

Fig. 42. Oben: Schädel des Höhlenbären (Ursus spelaeus).
Unten: Schädel des braunen Bären (Ursus arctos), beide im gleichen Größenverhältnisse. (Nach E. Fraas.)

und sind in unterpliozänen Ablagerungen Südeuropas und Asiens (Pikermifauna) nicht selten; sehr häufig war das große Ictitherium, das namentlich in Attika und auf Samos zur unteren Pliozänzeit in starken Rudeln lebte und das die Größe eines Schakals erreichte.

Scharf geschieden steht der Gruppe der Aeluroidea die Gruppe der Arctoidea gegenüber. Aus Miaciden und zwar aus der Stamm-

gruppe der Miacinae hervorgegangen, haben sie sich schon sehr frühzeitig in zahlreiche Zweige gespalten.

Die Familie der Marder (Mustelidae) spielte unter den vorzeitlichen Vertretern der Raubtiere keine hervorragende Rolle. Die ältesten Gattungen aus dem Oligozän Nordamerikas und Europas erinnern in ihrer Gesamterscheinung am meisten an kleine Viverriden, gehen aber auf echte Miacinae zurück. Man kennt heute etwa 34 fossile Gattungen, von denen noch acht leben.

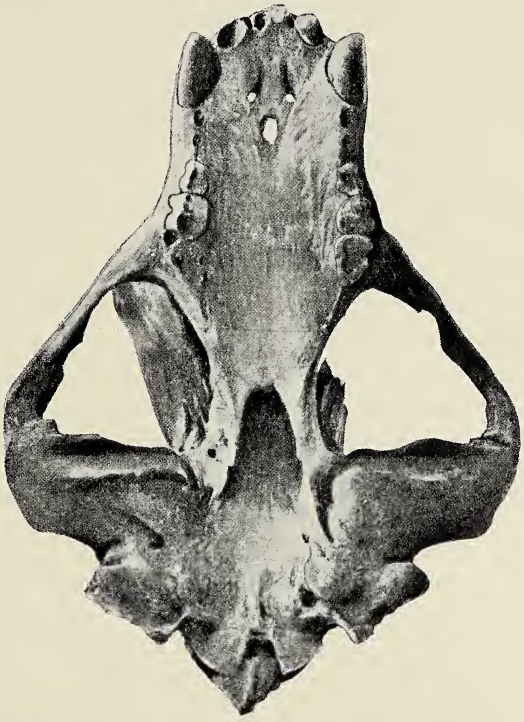


Fig. 43. Unteransicht des Schädels von Arctotherium yukonense aus dem Plistozän von Yukon in Alaska. Schädellänge 52,1 cm. (Nach L. M. Lambe, 1911.)

Eine weit bedeutendere Rolle als die Marder spielen unter den fossilen Raubtieren die Bären (Ursidae). Die ältesten Bären sind erst aus miozänen Ablagerungen Europas bekannt, dürften aber jedenfalls schon viel früher entstanden sein; merkwürdigerweise sind bis jetzt noch keine Reste älterer Ursidengattungen aus den sonst so reichen tertiären Ablagerungen Nordamerikas bekannt, und wir müssen daraus den Schluß ziehen, daß die Bären in Eurasien entstanden sind. Erst in der Eiszeit treten auch in Nordamerika Bären als Einwanderer aus Europa auf (Ursus americanus, Ursus amplidens). Im Plistozän Alaskas, Kaliforniens, Südkarolinas, Pennsylvaniens und Mexikos erscheint die Gattung Arctotherium (Fig. 43), die auch nach Südamerika einwanderte, wo sie in den Pampaslehmen am Ufer des Rio de La Plata entdeckt wurde.

Die älteste Bärengattung ist Ursavus aus dem Miozän Mitteleuropas; es war eine kleine, etwa wolfgroße Form. Im Unter-

pliozän Europas tritt Hyaenarctos auf, der auch in Persien und Indien um dieselbe Zeit lebte und in China erst in der Eiszeit erlosch. Der Stammvater der eiszeitlichen und rezenten Bären ist Ursus arvernensis (eine Varietät des kleineren Ursus etruscus) aus dem Oberpliozän Südeuropas, die noch im älteren Plistozän in Mitteldeutschland lebte (Mosbach und Mauer). Aus Ursus arvernensis ging Ursus Deningeri hervor, welcher im älteren Plistozän Deutschlands lebte; sein Nachkomme ist der Höhlenbär (Ursus spelaeus), während der braune Bär (Ursus arctos) einem mit dem Höhlenbären nicht verwandten Seitenast angehört, der unmittelbar auf Ursus etruscus zurückgeht. Ursus Deningeri scheint mit dem lebenden Grizzlybären die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu besitzen, und der Höhlenbär dürfte ungefähr das Aussehen des nordamerikanischen gewaltigen Grizzlybären besessen haben; indessen scheint Ursus spelaeus ein im ganzen friedliches Tier gewesen zu sein, das sich vorwiegend von Pflanzenkost nährte, wie aus den häufig tief abgekauten Backenzähnen zu erschließen ist. Freilich hat er auch, wie aus den Resten erlegter Beutetiere in Bärenhöhlen hervorgeht, Fleischnahrung kaum verschmäht. Die Knochen des Höhlenbären zeigen Spuren vielfacher Erkrankungen; Gicht, Rhachitis, verschiedenerlei Verletzungen, die zu schweren Knocheneiterungen und Nekrosen führten, scheinen den höhlenbewohnenden großen Bären der Eiszeit sehr häufig heimgesucht zu haben. Der Höhlenbär war bis zum Ende der Kulturstufe des Solutréen ein Zeitgenosse des paläolithischen Menschen; um diese Zeit stirbt er in Europa aus, und der früher sehr seltene braune Bär tritt sein Erbe an. Schon in der Kulturstufe des Magdalénien ist der braune Bär der einzige Vertreter der Bären in Mitteleuropa.

Die Waschbären (Procyonidae) sind eine typisch amerikanische Gruppe. Zuerst erscheint im Untermiozän von Colorado eine kleine Form (Phlaocyon leucosteus, Fig. 44); später treten echte Waschbären auch in Europa auf; die wenigen Reste von Parailurus aus den Ligniten von Baroth in Siebenbürgen und aus dem Red Crag beweisen wenigstens die vorübergehende Anwesenheit von Waschbären in Europa, wo sie indessen niemals festen Fuß gefaßt haben.

Die Hunde (Canidae) stammen von Miacinen ab und haben namentlich im Gebiß viele altertümliche Züge und Ähnlichkeiten mit den Zibethkatzen bis zur Gegenwart bewahrt.

Die ersten Hunde erscheinen im Obereozän Europas und Nordamerikas; die Hauptentwicklung der ganzen Familie hat sich jedoch auf dem Boden Nordamerikas abgespielt, wo sie im Oligozän und Miozän verhältnismäßig häufig waren. Von hier aus hat sich dann der Stamm der Caniden über die ganze Erde verbreitet.

Die ältesten Hunde werden in der »Unterfamilie« Cynodictinae vereinigt, welche die älteste europäische Gattung Cynodictis aus den Gipsen des Montmartre und aus den Phosphoriten des Quercy in Frankreich usw., sowie acht nordamerikanische Gattungen enthält.

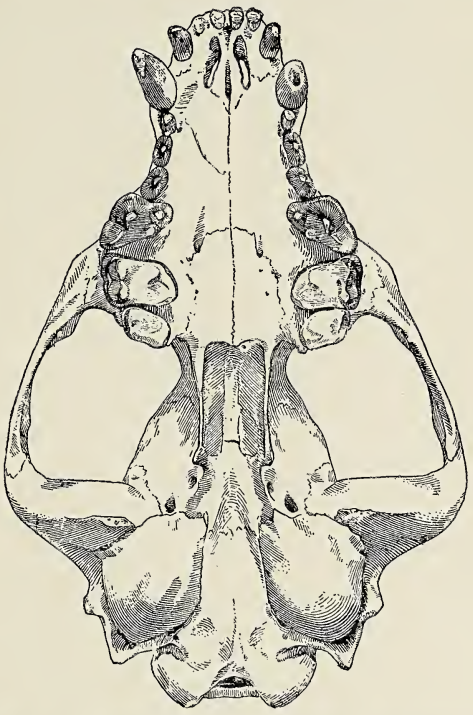


Fig. 44. Unteransicht des Schädels des ältesten Waschbären, Phlaocyon leucosteus, aus dem Untermiozän von Colorado (Arikaree-Formation, Martin Cañon). Natürliche Größe. (Nach W. D. Matthew.)

Während die Geschichte der Feliden in den Hauptpunkten als geklärt betrachtet werden darf, sind wir über sehr viele wichtige Fragen in der Stammesgeschichte der Hunde noch im unklaren, und die Anschauungen über den Grad der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen fossilen und lebenden Gattungen gehen noch ziemlich weit auseinander. Es scheint indessen, daß die bisher unterschiedenen »Unterfamilien« der Caniden sämtlich in rezenten Gattungen fortleben und daß nur kleinere Seitenäste erloschen sind. Die systematische Gruppierung der Caniden, die heute üblich ist, scheint jedoch mit ihren verschiedenen »Unterfamilien« den tatsächlichen phylogenetischen Verhältnissen, soweit wir sie heute beurteilen können, nicht ganz zu entsprechen.

Im Mitteltertiär lebte eine Canidengruppe in Europa, Ostindien und Nordamerika, die durch die eurasiatische Gattung

Amphicyon gekennzeichnet ist (Oligozän Frankreichs, Miozän Europas, Unterpliozän Ostindiens). Um sie gruppieren sich zahlreiche europäische und nordamerikanische Gattungen, unter denen Daphaenus aus dem Oligozän und Untermiozän Nordamerikas eine der wichtigsten ist.

Eine zweite Gruppe von europäischen Gattungen wird von Max Schlosser als die Stammgruppe der Bären angesehen. Sie umfaßt unter den ältesten Gattungen sehr kleine, unter den jüngsten sehr große Formen. Sollte es sich bewahrheiten, daß in diesen Gattungen die Ahnengruppe des Bären zu erblicken ist, so müßten die heute noch den Caniden eingereihten Gattungen von diesen abgetrennt werden; indessen sind wir über die verwandtschaftlichen Beziehungen von Cephalogale (Oligozän und Untermiozän Europas), Dinocyon (Obermiozän und Unterpliozän), Hemicyon (Obermiozän), Cynodon (Oligozän) usw. noch so ungenügend unterrichtet, daß wir erst eine wesentliche Erweiterung unserer Kenntnisse von diesen Gattungen abwarten müssen, bevor wir ein entscheidendes Urteil über diese Fragen fällen können.

Die ersten Arten der Gattung Canis erscheinen im Obermiozän Nordamerikas; im Pliozän treten Canisarten auch in Europa, Ostindien und China (?) auf. In der Eiszeit Europas und Nordamerikas treffen wir die ersten echten Wölfe an. Die Herkunft des Haushundes ist noch nicht ganz aufgeklärt; wahrscheinlich sind verschiedene Wolfsarten in weit getrennten Gebieten unabhängig voneinander gezähmt worden und haben sich dann sowohl untereinander, als auch mit Schakalen gekreuzt. Der Dingo Australiens ist in plistozänen Ablagerungen nachgewiesen worden, doch ist keineswegs bewiesen, daß er ein einheimischer Wildhund ist; es ist viel wahrscheinlicher, daß ihn die ersten menschlichen Einwanderer nach Australien gebracht haben, wo er wieder verwilderte.

Der älteste Fuchs (Canis vafer) ist im Plistozän Nordamerikas entdeckt worden.

Den Landraubtieren schließen sich zwei Gruppen von Wasserraubtieren und zwar Meeresraubtieren an. Die erste Gruppe wird von den Robben (Pinnipedia) gebildet und ist wahrscheinlich aus den Bären hervorgegangen; sie wird in der Regel als »Unterordnung« dem Stamme oder der »Ordnung« der Carnivoren eingereiht. Die zweite, aus den Creodonta entstandene Gruppe umfaßt ein ganzes Heer fossiler und lebender Arten und

wird in der Regel als selbständige »Ordnung« betrachtet: die Wale (Cetacea). Diese ungleichmäßige Abtrennung der Robben und der Wale von den Landraubtieren ist ein gutes Beispiel dafür, daß unsere heute noch übliche Systematik von den verwandtschaftlichen Beziehungen kleinerer oder größerer Gruppen sehr häufig nur ein verzerrtes Bild zu liefern vermag.

Fossile Robben sind nur in dürftigen Resten bekannt, und die wenigen Überreste, die wir zuerst in miozänen Ablagerungen antreffen (Europa und östliches Nordamerika), geben keinen Aufschluß über die Herkunft der Pinnipedier, da ihre Spezialisationen zu dieser Zeit des Tertiärs einen fast ebenso hohen Grad wie bei den lebenden Gattungen erreicht hatten. Wahrscheinlich haben wir drei schon von Beginn an getrennte Stämme zu unterscheiden, welche aus ebensovielen verschiedenen Stammgattungen entsprungen sind (ebenso wie die drei lebenden Flugbeutlergattungen aus drei verschiedenen Phalangeridengattungen entstanden sind). Reste von Phociden (Seehunden) kennt man aus dem Miozän Nordamerikas und Europas, sowie aus dem Mittelpliozän Ägyptens; in Wien wurden im sarmatischen Tegel von Heiligenstadt zahlreichere Reste gefunden (Phoca vindobonensis). Otariiden (Ohrenrobben) sind in dürftigen Resten aus dem Tertiär und Plistozän Nord- und Südamerikas bekannt. Fossile Trichechiden (Walrosse) kennt man erst aus dem Pliozän Belgiens und aus jüngeren Schichten von Holland und Nordamerika. Zu welcher Zeit die Entstehung der Robben erfolgte und ob sie wirklich von den Bären abgezweigt sind, was aus einer Reihe von übereinstimmenden Merkmalen der lebenden Robben und Bären zu vermuten ist, konnte bisher aus paläontologischen Urkunden nicht erschlossen werden.

Die vorzeitlichen Wale.

Die Geschichte der Wale darf nunmehr wenigstens in den Hauptzügen als geklärt betrachtet werden, seitdem in letzter Zeit auch die bisher ungelöste Frage der Herkunft der Bartenwale durch die Entdeckung eines Verbindungsgliedes zwischen den Archaeoceten und Mystacoceten entschieden wurde.

Bisher wurden die Archaeoceti (Urwale), Odontoceti (Zahnwale) und Mystacoceti (Bartenwale) als gleichwertige Unterordnungen der Wale nebeneinandergestellt. Da nunmehr die Archaeoceti als die Stammgruppe der Zahnwale (mit Ausschluß

der Delphine?) und der Bartenwale zu betrachten sind, haben sich in der Systematik der Cetaceen die gleichen Schwierigkeiten wie in verschiedenen anderen Säugetierstämmen (z. B. Carnivoren, Ungulaten, Primaten) ergeben, wo wir gleichfalls an der Wurzel der divergierenden Familien eine einheitliche Stammgruppe zu unterscheiden haben, die sich nicht als »Unterordnung« den aus ihr entsprungenen Stämmen oder »Unterordnungen« gegenüberstellen läßt. Es ist daher die Gruppe der Archaeoceti ausdrücklich als »Stammgruppe« von den Stämmen der Bartenwale und Zahnwale zu unterscheiden.

Unter den Zahnwalen läuft ein Stamm bis zu den Archaeoceti zurück, während für eine große, heute in voller Blüte stehende Gruppe, die Familie der Delphiniden, noch immer der Anschluß an ältere Formen unaufgeklärt ist. Es empfiehlt sich daher, die Zahnwale in zwei Stämme zu teilen und den einen, sicher aus den Archaeoceti über die Squalodontiden hervorgegangenen Stamm als die Squaloceti von den Delphinoceti abzutrennen, welche nur die Delphiniden umfassen.

Die ältesten Archaeoceten schließen sich im Baue des Skelettes, Schädels und Gebisses enge an die Creodontier an und zwar kommen unter diesen als nächstverwandte Formen die Hyaenodontiden in erster Linie in Betracht. Daß die Hyaenodontiden Formen enthalten, welche an das Wasserleben angepaßt waren, beweist die oligozäne Gattung Apterodon, welche jedoch nicht als eine Ahnenform betrachtet werden kann, weil die ältesten Wale schon im Mitteleozän auftreten und sich sehr rasch spezialisiert haben.

Die Mystacoceti sind in vielen Merkmalen primitiver als die Squaloceti und Delphinoceti und schließen sich so enge an die Archaeoceti an, daß man im Zweifel sein kann, ob der älteste, bezahnte Bartenwal aus dem Oberoligozän Oberösterreichs (Patriocetus) noch zu den Archaeoceten oder schon zu den Mystacoceten zu stellen ist.

Die Urwale (Archaeoceti) besaßen ein vollständiges oder der Zahl nach wenig reduziertes Gebiß mit mehrwurzeligen Molaren, die bei den spezialisierteren Formen zweiwurzelig werden. Die Oberkiefer grenzen in fast gerader Linie quer zur Schädelachse an die Stirnbeine und zeigen bei einigen spezialisierten Formen die Neigung, die Stirnbeine zu unterschieben, während sich bei anderen die Oberkiefer über die Stirnbeine schieben.

Die Nasenlöcher liegen bei den ältesten Gattungen viel weiter vorne als bei irgendeinem der lebenden Wale, aber bereits weiter hinten als bei den Landraubtieren. Die ältesten Typen besaßen ein vollständiges Gebiß mit 3 Schneidezähnen, 1 Eckzahn, 4 Prämolaren und 3 Molaren in jedem Kiefer, und dem bleibenden Gebisse ging ein Milchgebiß voraus. Später wird das Ersatzgebiß unterdrückt. Die Halswirbel waren sämtlich frei, und der Hals besaß eine weit größere Beweglichkeit, als dies sonst bei den Zahnwalen der Fall ist, unter denen nur noch wenige lebende Gattungen freie Halswirbel besitzen, und zwar sind dies die fluviatilen Zahnwalgattungen Pontoporia im Rio de La Plata, Inia der brasilianischen Ströme und Platanista der großen indischen

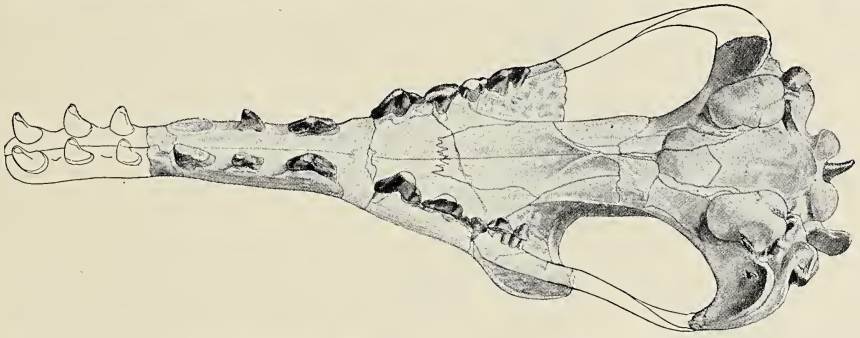


Fig. 45. Schädel des primitivsten Urwals, Protocetus atavus, aus dem Mitteleozän Unterägyptens (untere Mokattamstufe des Mokattamberges bei Kairo). Die Schädellänge beträgt 60 cm. (Das Schnauzenende ist ergänzt). (Nach E. Fraas, 1904.)

Ströme, ferner die marinen Gattungen Monodon (Narwal) und Beluga (Weißwal).

Der älteste bis jetzt bekannte Wal aus der Stammgruppe der Urwale ist Protocetus atavus (Fig. 45) aus dem Mitteleozän des Mokattamgebirges bei Kairo, welcher im Gesamtbaue des Schädels unverkennbare Raubtiermerkmale aufweist und namentlich an Apterodon macrognathum erinnert. Die Nasenöffnungen liegen weit vorne, das Schädeldach besitzt einen hohen und scharfen Kamm, und das Hinterhaupt weist durchaus die Gestalt der entsprechenden Schädelpartie von Apterodon auf. Auch die Gestalt der Backenzähne ist creodontenartig. Allerdings sind im Gebisse bereits einige Spezialisationen eingetreten, da die oberen Molaren viel kleiner sind als die Prämolaren und somit die ersten Spuren einer Reduktion zeigen, die bei den Nachkommen von Protocetus weitere Fortschritte gemacht hat. Merkwürdigerweise

ist der obere dritte Prämolar der stärkste Backenzahn der ganzen Serie, so daß wir ihn als »Brechscherenzahn« bezeichnen müssen; die Nahrung ist übrigens von Protocetus noch zerbissen worden, muß aber unzerkaut verschluckt worden sein, da sich die Molaren auf dem Wege der Reduktion befinden. Der Eckzahn war zweiwurzelig. Über Eocetus, der in einer höheren Schichte des Profiles am Mokattamberge bei Kairo gefunden wurde, aber gleichfalls mitteleozänen Alters ist, geht Protocetus in die Gattung Zeuglodon über.

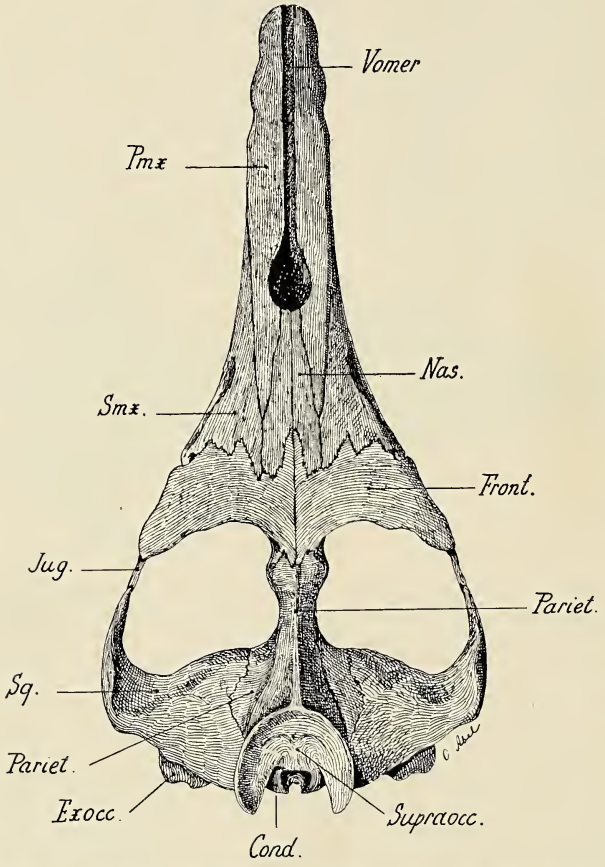


Fig. 46. Schädel von Zeuglodon Isis aus dem oberen Mitteleozän von Ägypten; Schädellänge 119 cm. (Rekonstruktion nach einer Abbildung von E. v. Stromer.)

Zeuglodon (Fig. 46, 47) aus dem Mitteleozän bis Obereozän Ägyptens, Europas und Nordamerikas stellt einen einseitig spezialisierten und im Miozän mit Kekenodon (Neuseeland und Seymour-Insel) erlöschenden Seitenzweig der Archaeoceten dar. Die verschiedenen Arten von Zeuglodon sind verschieden hoch spezialisiert, aber allen ist der Formunterschied zwischen den unteren Prämolaren und Molaren gemeinsam, da die unteren Prämolaren gezackte Vorder- und Hinterränder der Kronen besitzen, die unteren Molaren aber nur am Hinterrande der schneidenden komprimierten Kronen ausgezackt sind. Im

Oberkiefer sind die Prämolaren und Molaren am Vorder- und Hinterrande gezähnt; der letzte obere Molar ist bereits gänzlich unterdrückt worden, so daß das Gebiß von Zeuglodon weniger Zähne als das von Protocetus enthält.

Die hinteren Backenzähne stehen oben und unten dicht gedrängt; die vorderen sind infolge der Kieferverlängerung durch weite Zwischenräume getrennt und die Nasenlöcher weiter nach hinten verschoben als bei Protocetus. Bei einigen Arten sind die Lendenwirbel beträchtlich verlängert.

Kekenodon ist der jüngste Ausläufer der Zeuglodontiden; aus dem Miozän Neuseelands sind Zähne und andere Reste bekannt. Die Wurzeln der Molaren liegen bei dieser Gattung enge aneinander und sind fast bis zu den äußersten Enden verschmolzen.

Während bei allen Zeuglodontiden die Molaren dicht gedrängt stehen und schrittweise verkümmern, so daß schließlich die hintersten Backenzähne verloren gehen, begegnen wir in Microzeuglodon aus dem Alttertiär des Kaukasus einer Urwalgattung, die keine derartigen

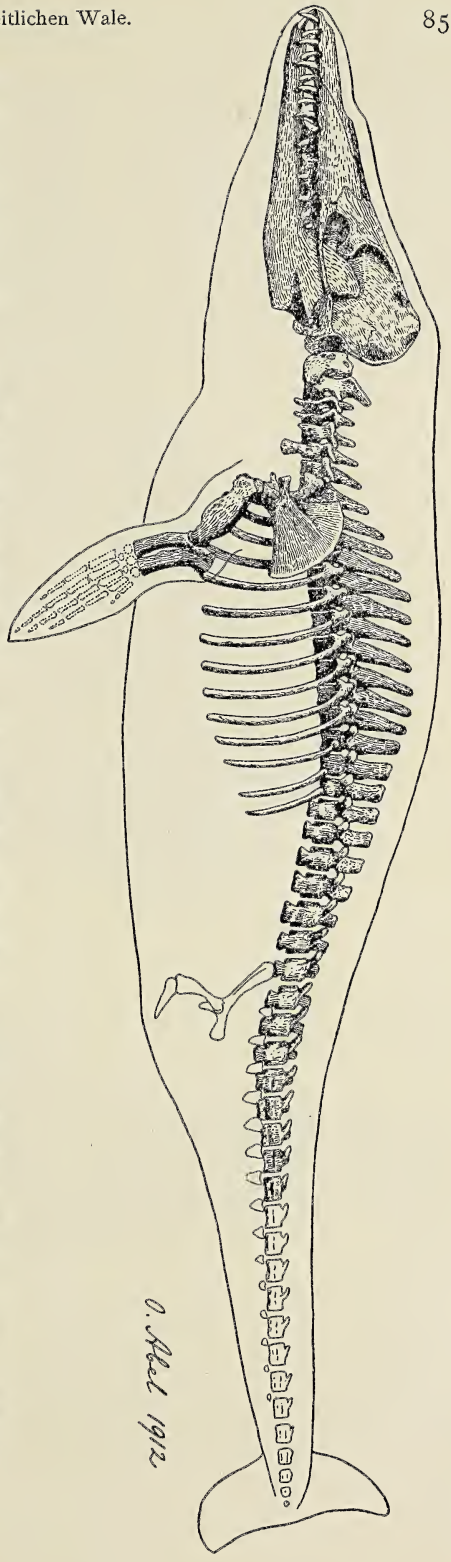


Fig. 47. Zeuglodon Osiris, aus dem Obereozän Ägyptens. Ungefähr $^1/_{16}$ natürlicher Größe. (Nach O. Abel, 1913.)

Reduktionserscheinungen der hinteren Backenzähne aufweist. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Microzeuglodontiden den Ausgangspunkt für die jüngeren Wale bilden, während die sich um Zeuglodon gruppierenden Urwalgattungen einem gänzlich erloschenen Seitenzweig der Cetaceen angehören. Schon Protocetus muß trotz seiner zahlreichen primitiven Merkmale aus dem Stammbaum der Bartenwale und Zahnwale ausgeschaltet werden, da seine hinteren Backenzähne bereits dieselben Reduktionen angebahnt zeigen, die sich später bei den Zeuglodontiden steigerten.

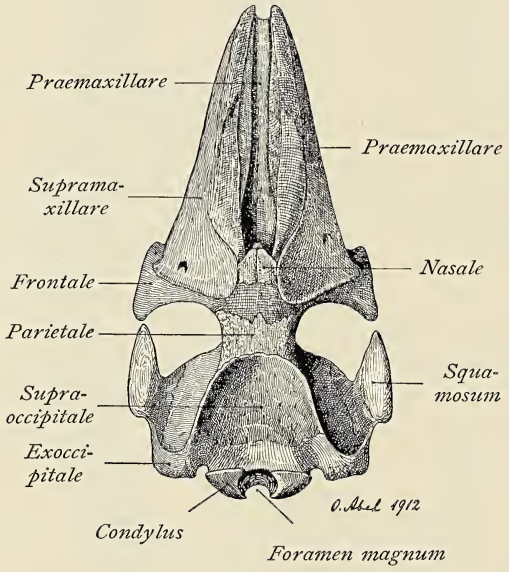


Fig. 48. Rekonstruktion des Schädels von Agorophius pygmaeus aus dem Alttertiär von Südkarolina, Nordamerika. $^1/_6$ natürlicher Größe. (Nach O. Abel, 1913.)

Während bei den Archaeoceten die Oberkieferknochen die Stirnbeinplatten ober den Augenhöhlen nicht überschieben, ist dies bei allen Squaloceten und Delphinoceten der Fall. Eine Übergangsform ist Agorophius pygmaeus aus dem Alttertiär (Unteroligozän?) von Südkarolina (Fig. 48). Hier sind die Zacken am Vorder- und Hinterrande der Molaren kleiner und weniger ausgeprägt als bei Zeuglodon; mit den älteren Archaeoceten hat Agorophius den Bau der Schädelkapsel und des Schädeldaches gemeinsam, jedoch besteht ein wichtiger Unterschied in dem Fehlen eines Sagittalkammes und der stärkeren Neigung des Supraoccipitale nach vorne. Die Oberkiefer decken die Supraorbitalplatten nur zum Teile.

Während Agorophius die Archaeoceten mit den Squalodontiden verbindet, steht Prosqualodon aus dem Miozän Patagoniens abseits. Im Baue der Schädelkapsel nicht mehr so primitiv wie Agorophius, aber noch nicht so spezialisiert wie Squalodon, könnte man die Gattung für ein Bindeglied halten, wenn nicht die Schnauze

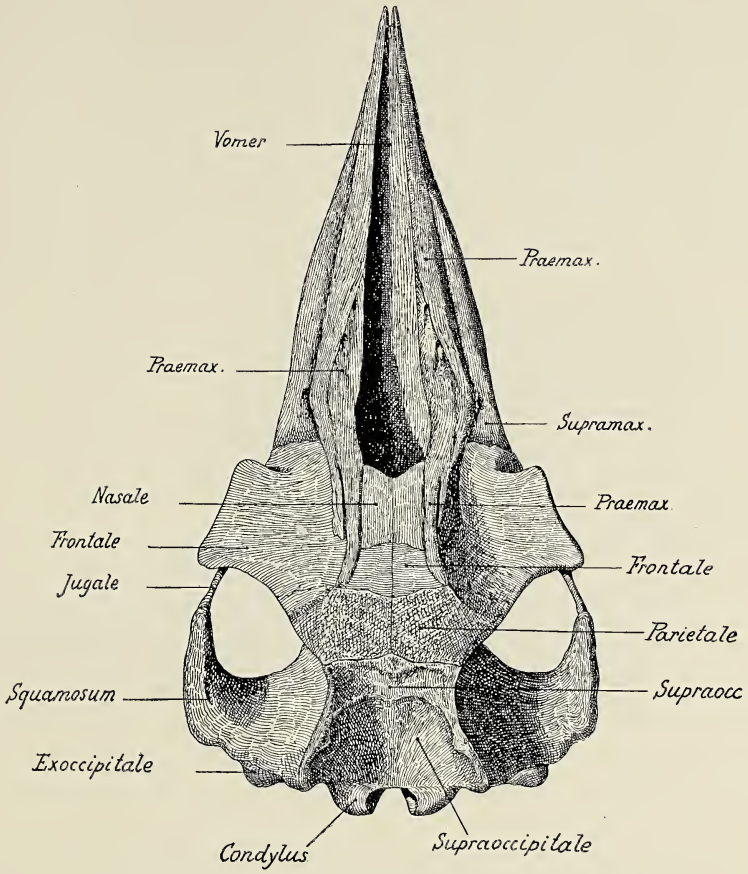


Fig. 49. Rekonstruktion des Schädels von Patriocetus Ehrlichi, einer Übergangsform von den Urwalen zu den Bartenwalen, aus dem Oberoligozän von Linz, Oberösterreich. a von oben, b von der Seite. Schädellänge 65 cm. (Nach O. Abel.)

sekundär verkürzt und das Gebiß reduziert wäre. Prosqualodon gehört offenbar einer erloschenen Seitenlinie an (Fig. 51).

Die vermittelnde Stellung, welche Agorophius zwischen Archaeoceten und Squaloceten einnimmt, besitzt Patriocetus (Fig. 49, 50) aus dem Oberoligozän von Oberösterreich zwischen Archaeoceten und Mystacoceten. Man kann Patriocetus ebensogut als einen bezahnten Bartenwal wie als einen spezialisierten Archaeoceten bezeichnen. Ein vorzüglich erhaltener, fast vollständiger Schädel

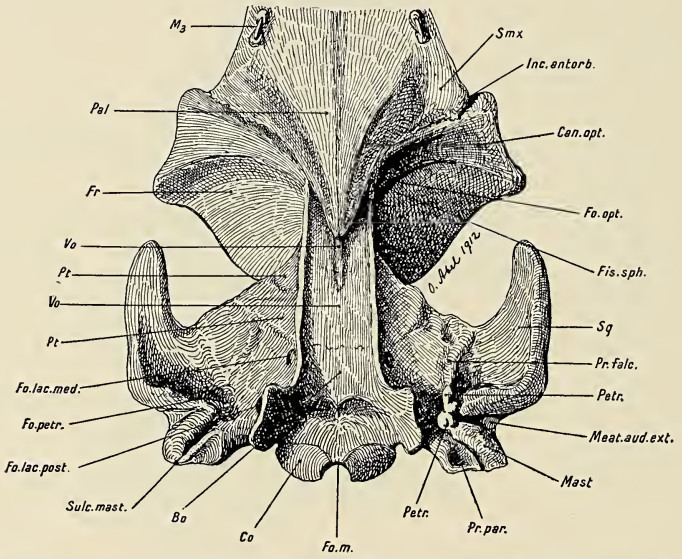


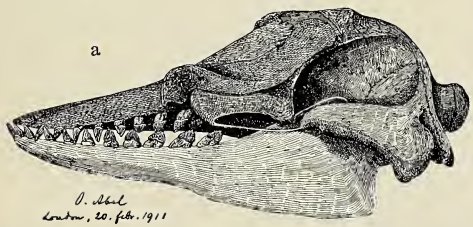
Fig. 50. Rekonstruktion der Schädelbasis von Patriocetus Ehrlichi, aus dem Oberoligozän von Linz in Oberösterreich. (Dasselbe Original wie Fig. 49.) (Nach O. Abel, 1913.)

zeigt, daß die Oberkieferknochen die Supraorbitalplatten unterteufen, wie dies bei den Bartenwalen der Fall ist; die Nasenöffnung liegt etwas weiter vorne als bei Balaenoptera (Finwal); die Schädeldecke wird von einer breiten Platte gebildet, an deren Zusammensetzung die Frontalia und ein breiter Streifen der Parietalia teilnehmen; das Hinterhaupt ist tief ausgehöhlt; mit dem Petrosum (Petr.) verbindet sich ein großes, kolbiges Mastoideum (Mast.) wie bei den Bartenwalen (Fig. 50); die Schnauze hat dreieckigen Umriß und ist auf der Unterseite fast flach. In den Kiefern stehen $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$ Zähne; die hinteren Molaren stehen nicht dicht gedrängt wie bei Zeuglodon; alle zweiwurzeligen Backenzähne (oben und unten jederseits je sieben) besitzen sieben Zacken (außer

dem mittleren Hauptzacken je drei am Vorder- und Hinterrand). Die einwurzeligen Zähne haben mehr oder weniger konische Form. Bezeichnend ist die Reduktion der Zähne insofern, als die hoch über den Alveolarrand herausragende Krone unterhalb ihrer Basis stark eingeschnürt ist und an dieser Stelle Resorptionen zu beobachten sind. Der Unterkiefer besitzt einen auffallend niedrigen Kronenfortsatz und seine Symphyse ist nicht verwachsen (Fig. 49).

Patriocetus verbindet zweifellos die Archaeoceten mit den Bartenwalen, die in derselben geologischen Stufe zum erstenmal auftreten.

Außer dem Schädel dieses Wales, der ein geradezu ideales »Missing link« zwischen den Urwalen und Barten-



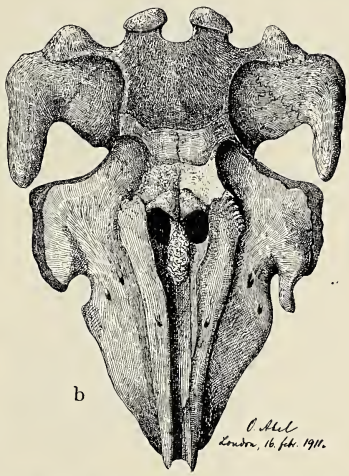


Fig. 51. Schädel von Prosqualodon australe aus dem Miozän Patagoniens. Stark verkleinerte Rekonstruktion, a von der Seite, b von oben. (Nach O. Abel.)

walen darstellt (Patriocetus Ehrlichi), sind von derselben oder von einer nahestehenden Art einige Wirbel bekannt, die provisorisch als Patriocetus Denggi von P. Ehrlichi abgetrennt wurden. An derselben Fundstelle fand sich ferner das Schädeldach eines Wales, der eine Zwischenstufe zwischen Patriocetus und dem primitivsten Furchenwal aus dem Miozän Südrußlands (Cetotherium Rathkei, Fig. 53) darstellt und Agriocetus austriacus (Fig. 52) genannt wurde. Ob er noch Zähne besaß oder bereits zahnlos war, kann erst durch weitere Funde aufgeklärt werden. Die beiden Gattungen Patriocetus und Agriocetus (Oberoligozän von Oberösterreich) sind als Patriocetidae zusammenzufassen.

Die Bartenwale (Mystacoceti) besitzen keine funktionellen Zähne in den Kiefern. In früheren Embryonalstadien treten jedoch 53 Einzel»zähne« in jedem Kiefer auf; sind mehrere (bis vier) dieser Einzelzähne vereinigt, so sinkt die Zahl der »Einzelzähne« herab. Da aber die Zahl der Spitzen stets 53 beträgt und die »mehr-

fachen Zähne« in den frühesten Embryonalstadien auftreten, so sind diese 53 Spitzen als die letzten Rudimente des Patriocetusgebisses zu betrachten, dessen Backenzähne in die sieben Spitzen zerfallen (3 Schneidezahnspitzen, 1 Eckzahnspitze, $7 \times 7 = 49$ Backenzahnspitzen, Gesamtsumme = 53 Einzelspitzen).

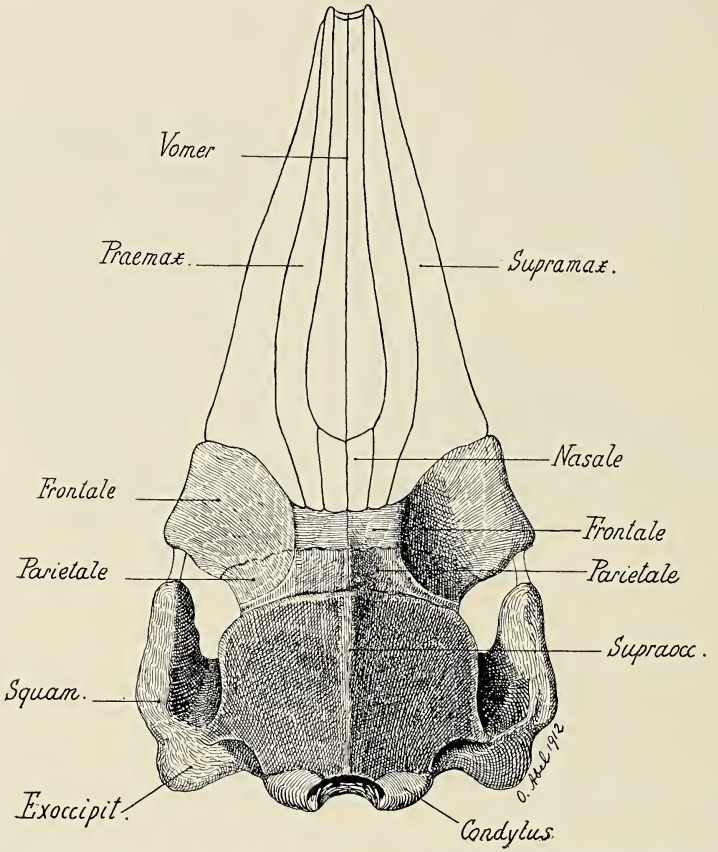


Fig. 52. Rekonstruktion des Schädels von Agriocetus austriacus aus dem Oberoligozän von Linz in Oberösterreich, von oben gesehen. $^1/_5$ der natürlichen Größe. (Nach O. Abel, 1913.)

Der Schädelbau der Bartenwale ist den Archaeoceten weit ähnlicher als den Zahnwalen und durch eine Reihe von Merkmalen gekennzeichnet, die mit den Archaeoceten übereinstimmen. Diese Übereinstimmung betrifft vor allem die gleichartige Unterschiebung der Stirnbeinflügel durch die Oberkieferknochen, den symmetrischen Bau des Schädels, die Weite und allgemeine Gestalt der oben offenen Schläfengruben (nur Neobalaena hat die Schläfengruben

überdeckt), das Vorhandensein eines scharfen Kammes, der an der Vorderseite des Squamosums verläuft und die Schläfengrube von der Unterseite des Schädels scheidet, des Fehlen einer Symphyse zwischen den Unterkieferästen, die bei den Urwalen nur locker miteinander verbunden sind und die allgemeine Gestalt des Hinterhauptes, die sich enge an die Schädelform der Patriocetiden anschließt.

Die Bartenwale scheinen sich schon sehr frühzeitig in verschiedene Stämme gespalten zu haben. Die Furchenwale (Balaenopteridae) verhalten sich in zahlreichen Merkmalen primitiver als die aus ihnen hervorgegangenen Glattwale (Balaenidae); eine Zwischenstellung zwischen beiden Stämmen nimmt die lebende Gattung Rhachianectes, der kalifornische Grauwal, ein. Anderseits verhalten sich aber die lebenden Furchenwale im Baue der Hand spezialisierter als die lebenden Glattwale, so daß wir daraus entnehmen müssen, daß die Trennung zwischen beiden Stämmen ziemlich weit zurückliegt und wahrscheinlich noch in das Miozän fällt.

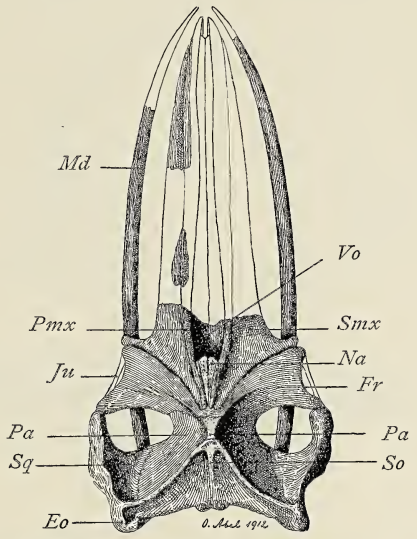


Fig. 53. Cetotherium Rathkei, ein Balaenopteride aus dem Miozän Südrußlands. Rekonstruktion des Schädels, von oben, in $^1/_9$ der natürl. Größe. (Nach O. Abel, 1913.)

Erklärung der Abkürzungen: Fr = Frontale; Ju = Jugale; Md = Unterkiefer; Na = Nasale; Pa = Parietale; Pmx = Praemaxillare; Smx = Supramaxillare; So = Supraoccipitale; Sq = Squamosum; Vo = Vomer.

Die ältesten Furchenwale traten zusammen mit den Patriocetiden im Oberoligozän auf (Aulocetus lentianus); im Miozän ist Cetotherium (Fig. 53) die häufigste Gattung. Im Obermiozän (sarmatische Stufe) des Wiener Beckens liegen sehr merkwürdige kleine Bartenwale begraben, die von Cetotherium abstammen und durch die eigentümliche krankhafte Veränderung und hochgradige Verdickung (Pachyostose) aller Skelettelemente auffallen, wodurch sie eine oberflächliche Ähnlichkeit mit den dickrippigen Seekühen der Tertiärzeit erhalten. Diese kleinen sarmatischen Wale (Pachyacanthus) sind bisher nur aus dem Wiener Becken bekannt und dürften

einen kranken Seitenzweig des Cetotheriumstammes repräsentieren, der das obere Miozän nicht überlebte. Neben Pachyacanthus sind Reste eines zwerghaften Furchenwales gefunden worden (Macrochirifer).

Cetotheriumreste sind aus verschiedenen Miozänablagerungen Europas, Nordamerikas und Südamerikas beschrieben worden; die meisten der zahlreichen fossilen Gattungen und Arten der Bartenwale bedürfen jedoch dringend einer Revision, da sehr häufig ganz unbedeutende und in morphologischer Hinsicht wertlose Reste beschrieben und benannt wurden. Vollständigere Reste liegen aus dem Pliozän Europas vor; die wichtigste Gattung ist Plesiocetus. Die echten Glattwale treten erst im Pliozän von Antwerpen auf, sind aber noch sehr ungenügend bekannt. Vielleicht sind es fossile Arten der lebenden Gattung Balaena.

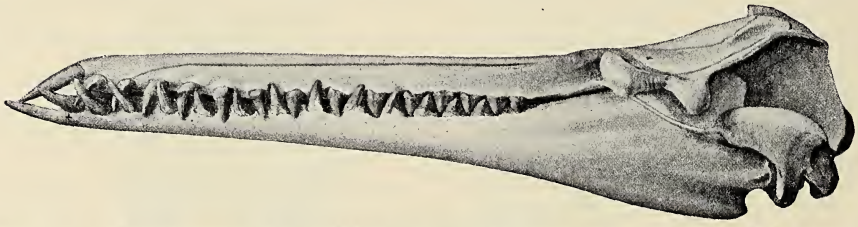


Fig. 54. Rekonstruktion des Schädels von Squalodon bariense. Ca. $^1/_{10}$ natürlicher Größe.

Zahnformel $\frac{3}{3}\,I\,\frac{1}{1}\,C\,\frac{8}{8}\,P\,\frac{3}{2}\,M$ (O. Abel, 1905).

Nach E. v. Stromer, 1910.

Im Miozän entwickelt sich ein Stamm der Wale zu hoher Blüte, der sich um Squalodon gruppiert und daher den Namen Squalodontidae (Haizahnwale) erhalten hat. Die ältesten Squalodontiden treten im Oligozän von Bünde in Hannover auf.

Aus den Agorophiiden hervorgegangen, haben die Haizahnwale schon im Miozän ihre Blüte erreicht und sind seit dem Pliozän im Niedergang begriffen. Bei allen sind die Oberkieferknochen über die Supraorbitalplatten der Stirnbeine geschoben, die Nasenlöcher weit nach hinten verlegt und die Schädelkapsel mehr oder weniger kugelig. Die Nasalia sind infolge der Verschiebung der Nasenöffnung nach hinten gegen das Schädeldach verkümmert; die Parietalia nehmen äußerlich nicht mehr oder nur in einem verschwindend kleinen Streifen an der Bildung des Schädeldaches Anteil und sind größtenteils auf die Temporalgruben herabgedrängt. Bei den ältesten Formen tritt eine Vereinfachung des

Gebisses bei gleichzeitiger Vermehrung desselben im Prämolarenabschnitt ein, so daß z. B. Squalodon (Fig. 54) eine Zahnformel von $\frac{3 \cdot 1 \cdot 9\text{-}8 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 8 \cdot 3\text{-}2}$ besitzt. Niemals betrifft die Zahnvermehrung den Zwischenkiefer und nie den Molarenabschnitt. Die Unterkiefersymphyse ist sehr lang; ein Zahnwechsel findet nicht statt.

Die wichtigsten Gattungen der Squalodontiden sind Neosqualodon aus dem Miozän Siziliens und Squalodon, das im Miozän Europas sehr häufig, im Miozän Nordamerikas aber selten war. Bei Neosqualodon

Fig. 55. Schädel eines fossilen Physeteriden Scaldicetus patagonicus, aus dem Miozän (Patagonische Stufe) von Chubut in Patagonien, von rechts und von vorne gesehen. $^1/_{18}$ der natürlichen Größe. (Nach R. Lydekker.)

tragen die Backenzähne große, spitze Zacken am Vorder- und Hinterrande der Krone (drei am Hinterrand, eine Mittelspitze und ein bis zwei Zacken am Vorderrand); die zehn letzten Backenzähne besitzen zwei Wurzeln. Es ist also eine erhebliche Zahnvermehrung eingetreten, und zwar zeigen die Verhältnisse des Gebisses von Squalodon, daß diese Vermehrung in der Mitte der Zahnreihe erfolgte. Bei Squalodon sind nur 7 bis 8 Zähne zweiwurzelig, und vereinzelt treten auch dreiwurzelige auf. Die Kiefer sind außerordentlich verlängert (Fig. 54).

Aus den Squalodontiden, und zwar aus Squalodon, sind die Pottwale (Physeteridae) hervorgegangen. Die Übergangsform ist Scaldicetus, die im Miozän und Pliozän weit verbreitet war und in Europa, Nordamerika und Südamerika (Fig. 55) gefunden wurde. Im ganzen zählt das Gebiß von Scaldicetus (Scheldewal, nach den Funden von Antwerpen benannt) jederseits 22 obere und 24 untere Zähne, worunter die drei ersten oberen dem Zwischenkiefer angehören und den drei Schneidezähnen entspre-

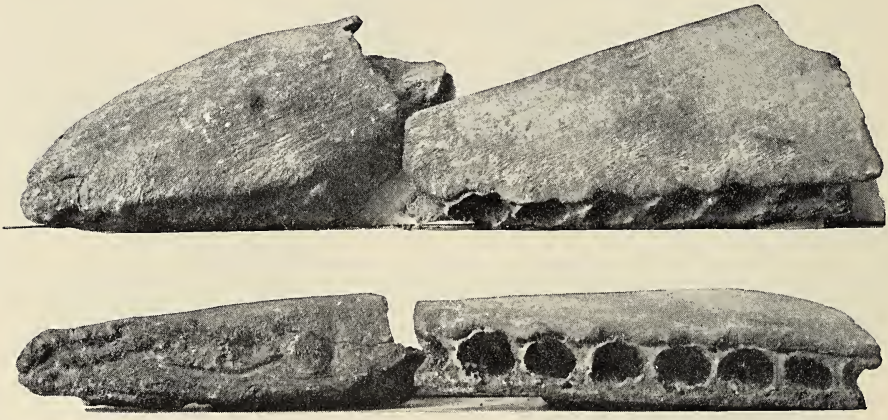


Fig. 56. Vorderende der Schnauze eines Vorläufers des Pottwals, Prophyseter Dolloi, aus dem oberen Miozän von Antwerpen, ungefähr in $^4/_{10}$ der natürlichen Größe. Der linke Zwischenkiefer und Oberkiefer von außen und von unten gesehen. Im Zwischenkiefer sind noch die Alveolen der drei Schneidezähne zu erkennen, obwohl sie bereits verwachsen sind. (Nach O. Abel, 1905.)

chen. Die größte Art dieser Gattung erreichte die Größe eines Pottwals.

Die Zähne von Scaldicetus erscheinen im Vergleiche zu Squalodon bereits erheblich vereinfacht; die Zackenreihen der Backenzähne sind entweder auf schwach krenelierte Leisten reduziert oder zu einer dünnen, kammartigen Leiste verkümmert; die ursprünglich gegabelten Wurzeln schließen sich zusammen, so daß die Zähne einwurzelig werden; später verlieren die Kronen die Schmelzkappe, es tritt eine rettigförmige Verdickung der Wurzeln und Verlust der Zähne zuerst im Zwischenkiefer, später auch im Oberkiefer ein, so daß bei den lebenden Gattungen Physeter und Kogia nur der Unterkiefer funktionelle Zähne trägt. Der Atlas bleibt frei, die übrigen Halswirbel verschmelzen zuerst bis zum sechsten, später wird auch der siebente in den Komplex mitein-

bezogen. Die Unterkiefersymphyse ist ursprünglich lang; später verkürzt sie sich immer mehr. Die Schädelkapsel ist stark asymmetrisch, sehr spezialisiert, die Kiefer sind in der Praenasalregion zu einer weiten Wanne ausgehöhlt, die zur Aufnahme einer fettigen Substanz dient.

Aus Scaldicetus ging im Obermiozän Physeterula Dubusii hervor, welche aus Belgien, Deutschland (= Delphinus acutidens) und Ungarn (= Orca Semseyi) bekannt ist und bei welcher die Zähne bereits die Schmelzkappen verloren haben. Jederseits standen im Unterkiefer 20 Zähne, wovon 12 auf die lange Symphyse entfallen. Aus Physeterula ging Prophyseter Dolloi (Fig. 56) hervor, der im Obermiozän von Antwerpen entdeckt wurde; bei dieser Art sind die Schneidezähne des Zwischenkiefers nur in früher Jugend vorhanden, fallen aber später aus und die Oberkieferzähne fallen beim erwachsenen Tiere gleichfalls aus. So bahnen sich schrittweise die Verhältnisse an, die uns das Gebiß der lebenden Pottwale (Physeter und Kogia) darbietet. Noch im Obermiozän finden wir in der Gattung Placoziphius (Obermiozän von Antwerpen, Unterpliozän Oberitaliens) eine Übergangsform zu Physeter, bei welcher alle oberen Zähne bereits vollständig verloren gegangen sind.

Aus den Squalodontiden ging im Miozän ein weiterer Stamm hervor, der als Acrodelphiden (Spitzzahnwale) bezeichnet wird und wieder seinerseits die Stammgruppe der Schnabelwale (Ziphiidae) bildet. Die letzteren haben im Gegensatz zu den Pottwalen eine Vorstufe mit sehr zahlreichen, kleinen, spitzen, dicht gedrängten, kegelförmigen Zähnen durchlaufen.

Einen weiteren, aus Acrodelphiden entsprossenen Seitenzweig bilden die Eurhinodelphiden. Die letzten lebenden Vertreter der Acrodelphiden sind einerseits Beluga (Weißwal) und der hochspezialisierte Monodon (Narwal), die fossil noch nicht bekannt sind, anderseits Inia und Pontoporia aus südamerikanischen Flüssen und Flußmündungen. Platanista aus dem ostindischen Stromgebiet bildet einen aus den Acrodelphiden hervorgegangenen aberranten Seitenzweig, der eine eigene Familie repräsentiert.

Die Acrodelphiden besaßen ursprünglich eine sehr lange Schnauze, die nur beim Stamme der Beluginen verkürzt ist. Die einwurzeligen Zähne sind bei primitiveren Formen noch Squalodon ähnlich, später werden sie vereinfacht. Ihre Zahl kann bis auf 240 in allen Kiefern steigen. Der Schädel ist sehr niedrig, die Schläfengrube frei, das Supraoccipitale viereckig, die Halswirbel frei.

Die Lendenwirbel und vorderen Schwanzwirbel sind in der Regel stark verlängert.

Unter den Acrodelphiden werden mehrere Unterfamilien unterschieden: 1. die Argyrocetinae (mit den Gattungen Ziphiodelphis (Fig. 57), Argyrocetus, Cyrtodelphis, Pontivaga, Ischiorhynchus und Champsodelphis); 2. die Acrodelphinae (mit der wichtigsten Gattung Acrodelphis); 3. die Iniinae (mit den fossilen Gattungen Pontistes, Saurodelphis, Pontoplanodes, Proinia, Argyrodelphis, Lophocetus und den lebenden Gattungen Inia und Pontoporia); 4. die Beluginae (mit den lebenden Gattungen Monodon oder Narwal und Beluga oder Weißwal; 5. die Platanistinae (mit der einzigen lebenden Gattung Platanista, die nur eine einzige

Fig. 57. Schädel von Ziphiodelphis Abeli aus dem Miozän von Lecce (Terra d'Otranto, Italien), von unten gesehen, Schädellänge 62 cm. (Nach F. Bassani und A. Misuri, 1912.)

blinde Art [P. gangetica] enthält, die in den trüben Fluten der großen ostindischen Ströme lebt).

Aus den Acrodelphiden gingen ferner die obermiozänen Eurhinodelphidae hervor, deren Reste aus Nordamerika und Belgien bekannt sind. Sie sind durch eine enorm verlängerte Schnauze gekennzeichnet, die bei Eurhinodelphis longirostris $^{9}/_{11}$ der gesamten Schädellänge erreichte, bei der größeren und häufigeren Art Eurhinodelphis Cocheteuxi aber kürzer war (Fig. 58). Der Zwischenkiefer war sehr zart gebaut, trug keine Zähne und stand weit über das Vorderende des Unterkiefers vor. Aus dem Miozän von Antwerpen sind die Reste von über 200 Individuen bekannt, die im Museum von Brüssel aufbewahrt werden. Eine verwandte, nur aus dem Miozän Nordamerikas bekannte Gattung ist Priscodelphinus.

Ein weiterer Stamm, der in den Acrodelphiden wurzelt, ist die Familie der Schnabelwale (Ziphiidae).

Bei den ältesten Formen, die sich enge an die polyodonten und homodonten Acrodelphiden anschließen, waren Zwischenkiefer (?), Oberkiefer und Unterkiefer bezahnt; später gingen die Zähne schrittweise verloren, aber ein bis zwei Paar blieben im Unterkiefer übrig, die noch heute als Waffen bei den Paarungskämpfen einzelner Arten eine Rolle spielen. Bei den miozänen Ziphiiden sind noch rudimentäre Alveolen sichtbar, bei den lebenden Gattungen nur mehr eine seichte Alveolarrinne, während die funktionslosen Zahnrudimente im Zahnfleisch liegen (z. B. Mesoplodon).

Die Schädelkapsel ist hochgradig asymmetrisch, und zwar trägt an dieser Verbildung die von vorne nach hinten gerichtete Verschiebung der Nasenlöcher Schuld, wobei die Nasenbeine zu kleinen, knopfförmigen Rudimenten verkümmerten. Bei vielen Schnabelwalen sind die Oberkiefer in der Region oberhalb der Augenhöhlen stark aufgetrieben; unter den lebenden Gattungen erreicht diese Auftreibung bei Hyperoodon (Entenwal) den höchsten Grad und zwar bei den Männchen. Die Schnauze dient bei allen Schnabelwalen als Schlag- und Stoßwaffe; die lebenden Arten zeigen sehr häufig verheilte Verletzungen, die durch Angriffe der Männchen bei den Paarungskämpfen durch die Schnauzenschläge oder Bisse mit den Unterkieferzähnen hervorgebracht wurden. Auch die fossilen Schnabelwale zeigen mitunter verheilte Verletzungen an der Schnauze und zwar bilden sich an den verletzten, manchmal gebrochenen Kieferpartien Knochenauswüchse (Exostosen) aus, wie dies an einigen Exemplaren des obermiozänen und unterpliozänen Choneziphius planirostris zu beobachten ist.

Die Schnauzenknochen von Choneziphius (Fig. 59) und den übrigen fossilen und lebenden

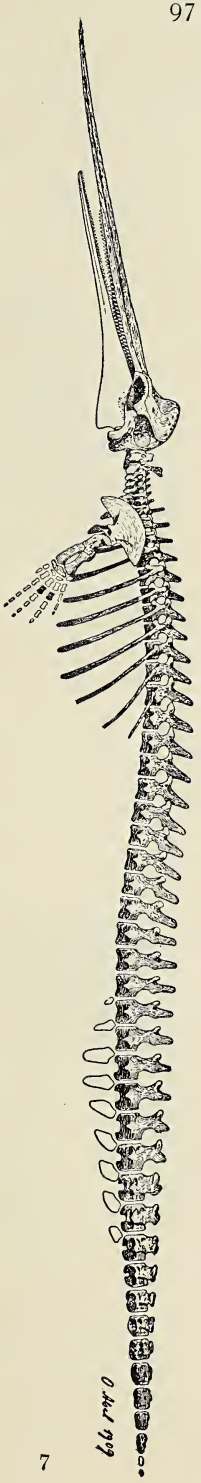


Fig. 58. Rekonstruktion des Skelettes von Eurhinodelphis Cocheteuxi aus dem Obermiozän von Antwerpen. Körperlänge ca. 4 m. (Nach O. Abel.)

Schnabelwalen verschmelzen in sehr eigentümlicher Weise in geringerem oder höherem Grade zu einer kompakten, elfenbeinharten Masse.

Die Schnabelwale erscheinen zuerst im Miozän; die Gattung Palaeoziphius (Obermiozän von Antwerpen) schließt sich an die Acrodelphiden an, doch sind schon bei dieser Gattung zwei Unterkieferzahnpaare größer als die benachbarten. Diese Größendifferenz steigert sich bei Anoplonassa aus dem Miozän von Südkarolina; noch mehr gesteigert ist das Größenwachstum der beiden unteren Zahnpaare bei Mioziphius (Fig. 60) aus dem Obermiozän von Antwerpen, wobei gleichzeitig die übrigen Zähne rudimentär werden und die ursprünglich zahlreichen Zähne auch im Oberkiefer nur durch 37 bis 48 sehr seichte, dichtstehende Alveolen angedeutet sind. Wahrscheinlich waren bei Mioziphius im Zahnfleisch noch rudimentäre Zähnchen vorhanden, wie dies bei einigen lebenden Schnabelwalen (z. B. bei Mesoplodon) beobachtet worden ist. Die heute noch lebende Gattung Mesoplodon war im Obermiozän und Unterpliozän weit verbreitet. Von der miozänen Gattung Cetorhynchus sind nur wenige Überreste bekannt.

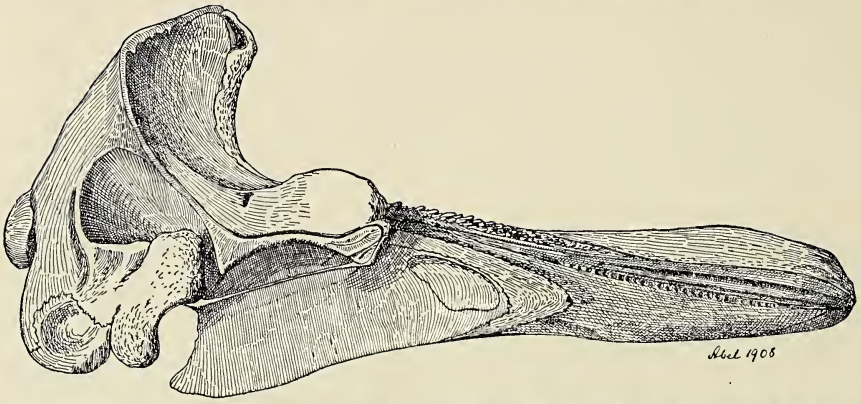


Fig. 59. Schädel von Choneziphius planirostris aus dem Obermiozän von Antwerpen, rekonstruiert; von der Seite. In ca. $^1/_6$ natürlicher Größe. (Nach O. Abel.)

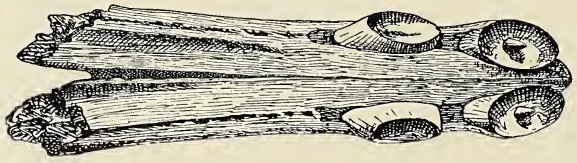


Fig. 60. Unterkieferfragment von Mioziphius belgicus an dem Obermiozän von Antwerpen. $^1/_3$ natürlicher Größe. (Nach O. Abel.)

Ganz gesondert stehen den bisher besprochenen Zahnwalen, die dem geschlossenen Stamme der Squaloceti angehören, die echten Delphine (Delphinoceti) gegenüber.

Die Delphinoceti gehen nicht auf die Ahnengruppe der Squaloceti, die Squalodontiden zurück, und es ist auch noch nicht gelungen, sie mit einer der bisher bekannten Archaeocetenformen in nähere Beziehungen zu bringen. Die ältesten Delphine des europäischen Miozäns sind bereits scharf von den Squaloceten verschieden.

Die Phocaeniden oder »Braunfische« stellen die primitivsten Delphinoceten dar. Bei ihnen sind noch heute Spuren des ehemaligen Panzers erhalten; die lebende Gattung Neomeris besitzt eine deutlich in Felder geteilte Rückenhaut ohne Rückenflosse, deren einzelne, länglich viereckige Felder im Mittelpunkte einen Knochenkern als letzten Rest einer ursprünglich ausgedehnten kalkigen Hautbepanzerung enthalten. Auch der Braunfisch (Phocaena) trägt an den Vorderrändern der Rückenflosse und der Brustflossen Panzerrudimente in Gestalt von knöchernen, mitunter in Reihen angeordneten Tuberkeln. Ausgedehnter war die Bepanzerung der Brustflosse bei der fossilen Phocaenidengattung Delphinopsis aus dem Miozän Kroatiens. Aus dem Miozän der Krim ist ein Schädel von Palaeophocaena Andrussowi, aus dem Miozän von Antwerpen Protophocaena bekannt.

Die echten Delphine erscheinen zum erstenmal im Miozän. Bei Pithanodelphis (Miozän Belgiens) reichen die Oberkieferbeine so weit auf das Schädeldach hinauf, daß sie hinter den verkümmerten Nasenbeinen beinahe zusammenstoßen. Bei Delphinodon aus dem Miozän Nordamerikas haben sich die Oberkiefer bereits zurückgezogen. Bei den miozänen Delphinen sind die Halswirbel entweder frei (Delphinodon) oder nur teilweise verschmolzen (Pithanodelphis). Auch aus dem Pliozän Italiens liegen fossile Delphine vor; ein Skelett wurde als Art der heute lebenden Gattung Orca beschrieben. In den pliozänen Ablagerungen am Ufer des Kaspisees sind gut erhaltene Delphinskelette entdeckt worden.

Die vorzeitlichen Xenarthra oder zahnarmen Säugetiere Südamerikas.

In Südamerika leben heute nur noch wenige Vertreter eines in früheren Zeiten der Erdgeschichte sehr formenreichen Säugetierstammes, dessen Entstehung zwar auf den Boden Nordamerikas zu fallen scheint, dessen Blüte jedoch im oberen Tertiär und im

Plistozän Südamerikas eintrat. Nur vereinzelte Arten sind nach Herstellung der Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika im Pliozän von Süden nach Norden bis nach Kalifornien und Texas ausgewandert. In der Eiszeit entwickelten sich einzelne Stämme zu riesenhaften Formen wie Scelidotherium, Mylodon, Megatherium, Megalonyx, Glyptodon, Doedicurus, Panochtus usf., die ohne Ausnahme erloschen sind; nur zwerghafte Formen haben sich in die Gegenwart gerettet, und der größte Vertreter der lebenden Xenarthra ist Priodon giganteum (Riesengürteltier), das etwa 1 m Länge erreicht.

Wenige Gruppen der vorzeitlichen Säugetiere umfassen so eigentümlich gestaltete Formen, und der gewaltige Doedicurus clavicaudatus von über 4 m Körperlänge ist mit seinem hochgewölbten, schildkrötenartigen Panzer, seinen merkwürdig gebauten Gliedmaßen und dem in einer morgensternartig endenden Knochenröhre eingeschlossenen Schwanze wohl eines der merkwürdigsten Wirbeltiere, die jemals gelebt haben.

Die »Zahnarmen« Südamerikas sind mit den »Zahnarmen« der alten Welt nicht näher verwandt, und die letzteren sind daher als »Nomarthra« von den »Xenarthra« abzutrennen. Die Xenarthra zerfielen schon frühzeitig in zwei scharf voneinander geschiedene Stämme, in die Anicanodonta, welche die Ameisenbären und Faultiere enthalten und in die Hicanodonta, von denen die Gürteltiere die letzten lebenden Überreste darstellen. Zwischenformen, welche die Hicanodonta und Anicanodonta verbinden würden, sind bis heute unbekannt; auch die Herkunft der Xenarthra von der nordamerikanischen Gruppe der »Ganodonta« ist noch nicht ganz sichergestellt.

Im untersten Eozän Nordamerikas sind Schädel, Unterkiefer, Wirbel und andere Reste von sehr merkwürdigen Säugetieren gefunden worden, die sich noch am ehesten mit den Xenarthra vergleichen lassen. Auch in Europa ist diese Gruppe von Säugetieren nachgewiesen, allerdings nur durch einen einzigen Zahn aus den Bohnerzen der Schweiz, der als ein Zahn der nordamerikanischen Gattung Calamodon bestimmt wurde.

Die Merkmale der verschiedenen, von Wortman unter dem Namen Ganodonta zusammengefaßten Formen bestehen vor allem in hochgradigen Differenzierungen des Gebisses. Die Schneidezähne sind verkümmert, die Eckzähne groß und die Backenzähne besitzen geteilte Wurzeln; es sind zwar im Gegensatz zu den

Xenarthra alle Zähne mit Schmelzblech (Email) bedeckt, aber das Email verschwindet bereits an den Eckzähnen und ist nur auf deren Vorderseite beschränkt, wodurch sie an die Schneidezähne von Nagern erinnern. Besonders ausgesprochen ist diese Nagezahnähnlichkeit bei Calamodon.

Die Ganodonten treten zuerst in den Puerco-Beds Nordamerikas auf und verschwinden schon im Mitteleozän.

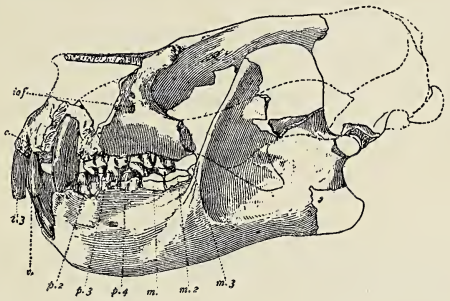


Fig. 61. Schädel von Psittacotherium multifragum aus dem Torrejon von Neumexiko. $^2/_9$ natürlicher Größe. (Nach J. L. Wortman.)

Die am tiefsten stehende Gattung dieser ganzen Gruppe ist Onychodectes aus dem Puerco; die Zähne des langgestreckten Schädels erhalten frühzeitig eine horizontal verlaufende Abkauungsfläche. Ihr reiht sich die Gattung Conoryctes aus den jüngeren Torrejon-Beds an, bei welcher der obere letzte Molar, ferner die Schneidezähne und die beiden vordersten Prämolaren verkümmert sind. Obwohl die nächste Gattung, Hemiganus, schon im Puerco erscheint, so steht sie phylogenetisch trotzdem höher als Conoryctes, da der Eckzahn nur an der Vorderseite eine Schmelzlage trägt und der Schädel auffallend verkürzt ist. Die Gattung Psittacotherium (Fig. 61) aus dem Torrejon erinnert im Schädelbau stark an die plistozäne Gattung Megalonyx (Fig. 67); die oberen und unteren Schneidezähne tragen nur an der Vorderseite einen Schmelzbelag und die Backenzahnwurzeln des stark verkürzten Schädels sind untereinander verschmolzen.

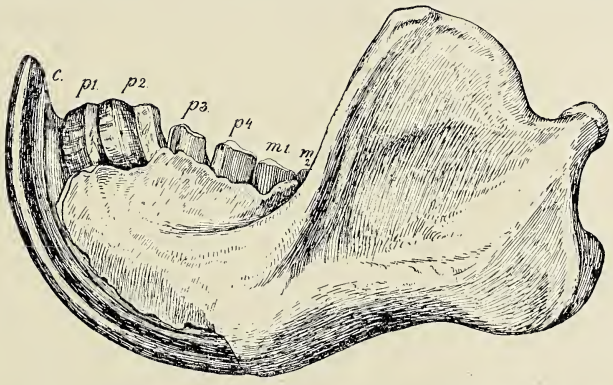


Fig. 62. Unterkiefer von Calamodon simplex aus dem Untereozän (Wasatch) von Wyoming in Nordamerika, in ungefähr $^1/_3$ der natürlichen Größe. (Nach Scott und Osborn.)

Die Gattung Calamodon (Fig. 62) aus dem Wasatch Nordamerikas und dem Bohnerz von Egerkingen ist nur durch Unterkieferreste und Zähne bekannt. Der Eckzahn war sehr kräftig, stark gebogen, wie bei Nagetieren beständig wachsend und daher sehr lang. Die Backenzähne besitzen vier in zwei Jochen angeordnete Höcker. Die jüngste Ganodontengattung Stylinodon tritt im Bridger Nordamerikas auf und besitzt bereits hypsodonte Backenzähne, d. h. Zähne, deren Wurzeln in ähnlicher Weise wie bei den Pferden offen sind und sich erst im höheren Alter schließen.

Ob diese Formen wirklich als die Ahnen der Xenarthra zu

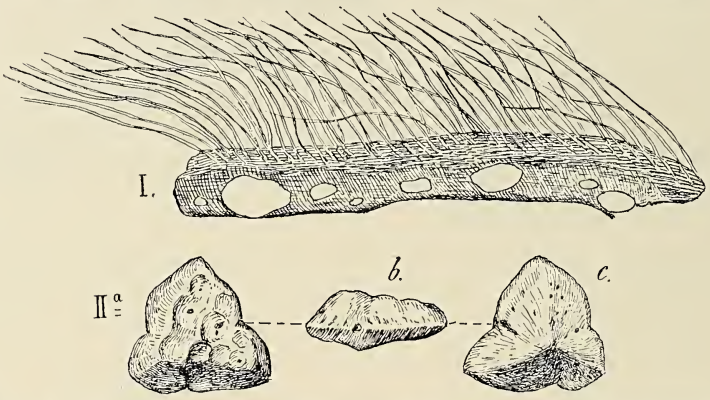


Fig. 63. Grypotherium domesticum aus dem Plistozän Patagoniens.
I. Querschnitt durch die Haut mit Knochenkörpern in der Lederhaut und Haaren.
II. a b c: Einer det Hautknochen in drei Ansichten, natürliche Größe.
(Nach A. Smith-Woodward.)

betrachten sind, ist noch recht fraglich. Vielleicht stellen sie einen erloschenen Seitenast eines Stammes dar, der in der Tat mit den Xenarthra engere Beziehungen aufweist. Diese Frage wird aber erst dann entschieden werden können, wenn die Morphologie des Gebisses der Xenarthra geklärt sein wird. Bis jetzt gehen die Ansichten darüber auseinander, ob wir in dem großen eckzahnförmigen, vordersten Zahnpaar der Gravigraden und der lebenden Bradypodiden einen modifizierten Prämolaren oder wirklich die Eckzähne zu erblicken haben. Im ersten Falle wäre eine Ableitung von den Ganodonta ausgeschlossen, im zweiten Falle möglich. Bis zur Klärung dieser wichtigen Frage des Gebisses der Xenarthra müssen die Ganodonta als selbständige Unterordnung unterschieden werden. Vollständig zahnlos sind nur die lebenden Myrmecophagiden. Allen Xenarthra fehlt mit Ausnahme der Ganodonta der Zahnschmelz.

Wenden wir uns zunächst der Besprechung der fossilen Anicanodonta zu, deren letzte lebende Vertreter die Ameisenbären und Faultiere sind. Unter den vorzeitlichen Gattungen dieser Gruppe haben einige, wie das riesenhafte Megatherium, Elefantengröße erreicht. Der Schwanz ist bei allen Anicanodonten mit Ausnahme der schwanzlos gewordenen lebenden Faultiere kräftig und hat bei den ausgestorbenen bipeden Gattungen (Mylodon und Megatherium) als Körperstütze gedient. Die Familie der Riesenfaultiere (Gravigrada) hatte ein enorm vergrößertes, schüsselförmiges Becken, das die Basis des auf ihm ruhenden und sich nach oben zu kegelförmig verjüngenden

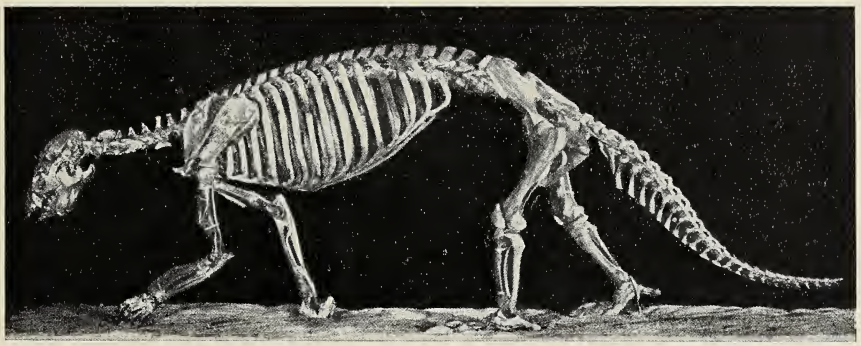


Fig. 64. Skelett von Hapalops aus dem Miozän (Santa-Cruz-Schichten) Patagoniens. Körperlänge ungefähr 1 m. (Nach W. D. Matthew, 1913.)

Rumpfes bildet. Die morphologische Untersuchung des Hand- und Fußgelenkes der Gravigraden hat mit voller Klarheit die Herkunft dieser Gruppe von grabenden Vorfahren erwiesen, die einen ähnlichen Bau von Hand und Fuß besaßen, wie der lebende Ameisenbär (Myrmecophaga). Die Haut der Gravigraden, die in einzelnen Fellstücken von Grypotherium domesticum (Fig. 5, 63) erhalten ist, enthielt zahlreiche isolierte Knochenkerne, doch ist bei den Gravigraden niemals ein geschlossener Panzer zur Ausbildung gelangt. Die Gravigraden stammen von Formen ab, die myrmecophag waren, d. h. Ameisen und Termiten verzehrten; später sind sie Pflanzenfresser geworden. Ursprünglich war ihr Schädel langgestreckt und schmal, wurde aber bei den am höchsten spezialisierten Gattungen sehr kurz und erhielt eine fast abgestutzte, stark verbreiterte Gestalt.

Die erste Gruppe der Gravigraden wird durch die Unterfamilie der Megalonychiden gebildet. Es sind tetrapode Formen,

die zuerst im Oligozän Südamerikas auftreten, hier im Miozän häufig werden und nach Herstellung der Landverbindung mit Nordamerika dorthin auswandern, wo sie im Pliozän und Plistozän nicht selten waren. Von älteren Gattungen sind Hapalops (Fig. 64), Eucholoeops (Fig. 65) und Hyperleptus (Fig. 68) aus dem Miozän von Santa Cruz am besten bekannt; Megalonyx (Fig. 66, 67) lebte im Pliozän und Plistozän des südlichen Nordamerikas. Allen Megalonychiden fehlen die

Fig. 65. Unterkiefer von Eucholoeops externus aus dem Miozän von Santa Cruz in Patagonien. $^1/_3$ natürlicher Größe. (Nach F. Ameghino.)

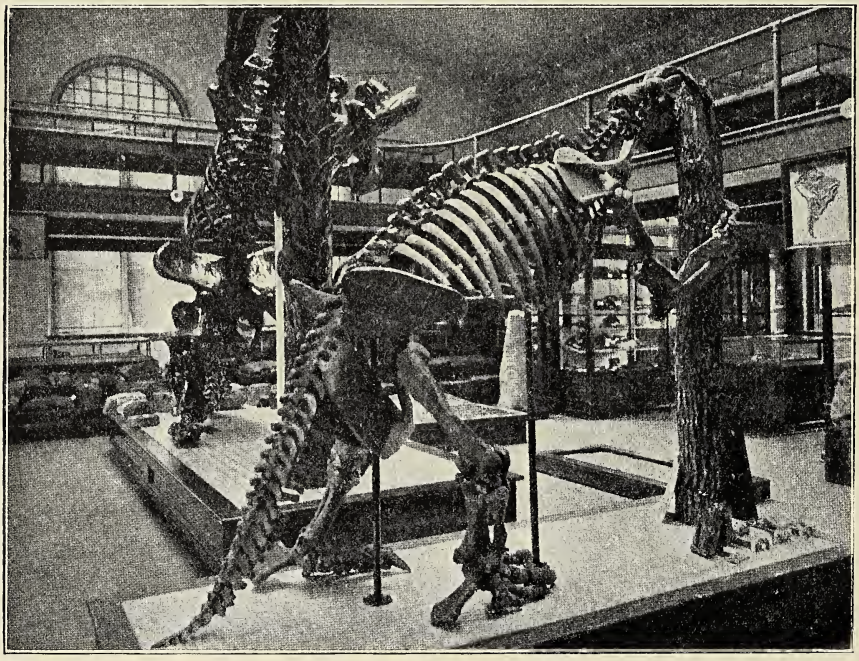


Fig. 66. Megalonyx Jeffersoni aus dem Plistozän Nordamerikas; zwei montierte Skelette im Ohio State University Museum, Columbus, Ohio. (Photographie von C. S. Prosser; aus H. F. Osborn, 1910.)

Schneidezähne gänzlich, der vorderste Zahn funktionierte als Eckzahn und ist durch eine große Lücke von den hinteren Zähnen getrennt, doch ist es fraglich, ob er in der Tat dem Eckzahn der

übrigen Säugetiere entspricht oder ein nur als Eckzahn funktionierender Lückenzahn ist.

Die zweite Unterfamilie der Gravigraden, die Mylodontinae, umfaßt eine Anzahl von Gattungen, deren älteste aus dem Miozän Südamerikas bekannt sind und noch tetrapod waren. Noch im Plistozän begegnen wir tetrapoden Gattungen wie Scelidotherium (Fig. 69); dagegen ist eine Riesenform unter den Gravigraden, das mächtige Mylodon, sicher biped gewesen, wobei ihm der kräftige Schwanz als Stütze diente, so daß das Tier wie auf einem Dreifuß stand (Fig. 72).

Die Zähne der Mylodontinen (Fig. 70) waren in geschlossener Reihe angeordnet und der vorderste von den folgenden nicht durch eine Lücke getrennt und nicht vergrößert. Während also schon hierin ein wichtiger Gegensatz zu den Megalonychinen besteht, so verstärkt sich derselbe noch dadurch, daß der letzte Zahn der Megalonychinen verkümmert ist, bei den Mylodontinen aber größer ist als die übrigen Backenzähne.

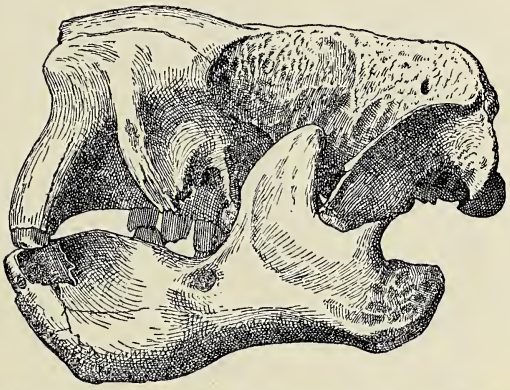


Fig. 67. Schädel von Megalonyx Jeffersoni aus dem Plistozän von Kentucky, Nordamerika. 1/6 natürlicher Größe. (Nach J. Leidy.)

Mylodon ist zwar in den plistozänen Pampaslehmen Argentiniens am häufigsten anzutreffen, ist aber auch in pliozänen und plistozänen Ablagerungen des südlichen Nordamerikas wiederholt entdeckt worden. Wahrscheinlich hat sich das Tier in Höhlen aufgehalten und hat nur zur Nahrungssuche sein Versteck verlassen.

Ein Verwandter von Mylodon ist Grypotherium (Fig. 71, 5 und 63 aus dem Plistozän Südamerikas, das noch als Zeitgenosse der ältesten menschlichen Einwanderer Südamerikas lebte. Man hat aus verschiedenen Merkmalen der Funde in einer Höhle bei Ultima Speranza in Patagonien darauf geschlossen, daß dieses Tier nicht nur zweifellos der Zeitgenosse des prähistorischen Menschen war, sondern von ihm in der Höhle gefangen gehalten, gemästet und dann geschlachtet und gebraten wurde. F. P. Moreno,

Erland Nordenskjöld, A. Smith-Woodward, W. Branca und andere haben diese Ansicht vertreten, und sie ist bis jetzt als die wahrscheinlichste Erklärung der Fundumstände fast allgemein angenommen worden. Indessen scheint mir doch auch eine andere

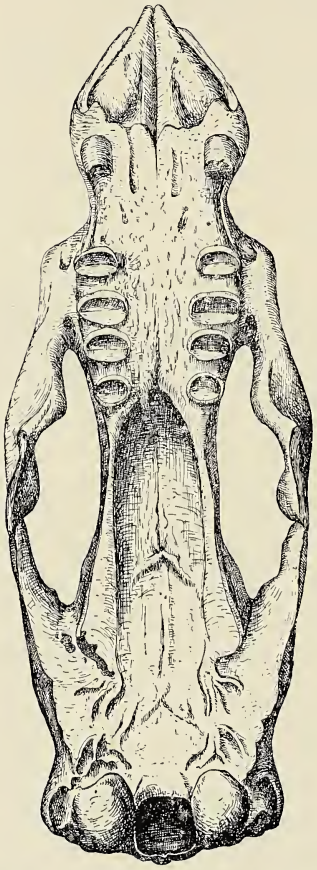


Fig. 68. Schädel von Hyperleptus garzonianus, von der Unterseite. $^1/_4$ natürlicher Größe. (Nach F. Ameghino.)

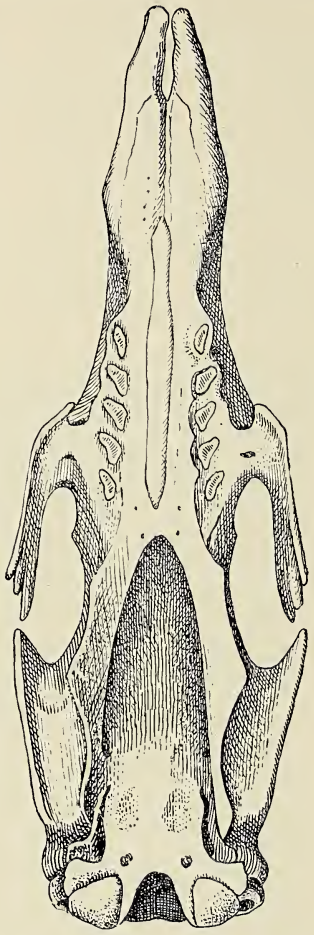


Fig. 69. Schädel von Scelidotherium leptocephalum, von der Unterseite. $^1/_5$ natürl. Größe. (Nach H. Burmeister.)

Auslegung der beobachteten Fundumstände möglich. Die Knochenreste lagen in der Höhle in einer Schichte mit Knochen anderer großer Säugetiere und zwar eines Pferdes (Onohippidium), eines großen Raubtieres (Felis onça, var.) und eines Huftiers aus der Ordnung der Litopterna (Macrauchenia) vergesellschaftet. Das

erhaltene Fellstück, das A. Smith-Woodward 1899 und 1900 beschrieb, soll in einer darüberliegenden Schichte des Höhlenbodens entdeckt worden sein, in der zahlreiche abgeschnittene Zweige und dürres Laub lagen. Die Knochen waren zum Teile gespalten; bei einem später gemachten Funde berichtet Th. Studer, daß ein Hautstück haarlos, angebrannt und an den Rändern ganz verkohlt gewesen sei. Die Höhle von Ultima Speranza war durch einen künstlichen Steinwall abgeschlossen, der nur von Menschenhand errichtet worden sein konnte.

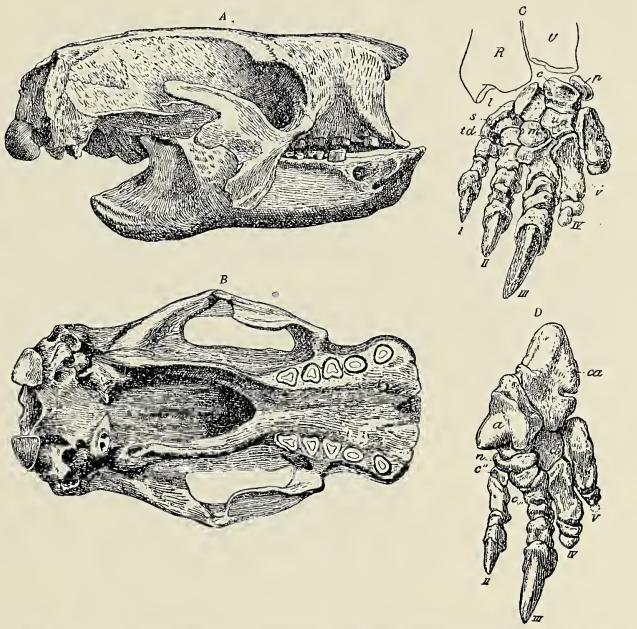


Fig. 70. A Schädel von rechts, B von unten, C Hand, D Fuß von Mylodon robustum aus dem Plistozän (Pampasformation) Argentiniens. $^1/_9$ natürl. Größe. (Nach R. Owen.)

Aus allen diesen Tatsachen wurde nun der Schluß gezogen, daß der Mensch das Tier in der Höhle längere Zeit gefangen gehalten habe, wobei die dicke Mistlage als Beweis für die längere Dauer der Gefangenhaltung angesehen wurde.

Es scheint jedoch auch die Deutung möglich, daß der Mensch ein Grypotherium oder mehrere Individuen in der Höhle entdeckte, einen Steinwall vor der Höhle anhäufte, um ihre Flucht zu verhindern, die Tiere durch Feuer und Rauch tötete und dann verzehrte, worauf die zerschlagenen Schädel und Röhrenknochen hinweisen. Es erscheint mir somit der Beweis dafür nicht zwingend, daß das Tier vom prähistorischen Menschen längere Zeit hindurch gefangen gehalten und gefüttert worden ist, um es gelegentlich zu töten.

Weitere Mylodontinengattungen sind Paramylodon aus dem Plistozän von Nebraska, Lestodon, Pseudolestodon und Glossotherium aus dem Plistozän Südamerikas.

Das riesige Megatherium, das wie Mylodon Elefantengröße erreichte, vertritt die Unterfamilie der Megatheriinen. Von Mylodon ist es, obschon in der allgemeinen Körpergestalt ähnlich, doch durch den Bau der Molaren und die Kleinheit des letzten Molaren sowie durch die verschiedene Lage der Austrittsstelle des Alveolarkanals im Unterkiefer sehr bestimmt zu unterscheiden. Das Tier, welches in der Plistozänzeit in Südamerika in mehreren Arten weit verbreitet war, ist jedenfalls ein Pflanzenfresser gewesen; seine Bewegungsfähigkeit kann nur sehr gering gewesen sein, wenn wir uns aus dem Skelette ein Bild von der Gangart des überaus schwerfälligen Tieres zu machen versuchen, dessen

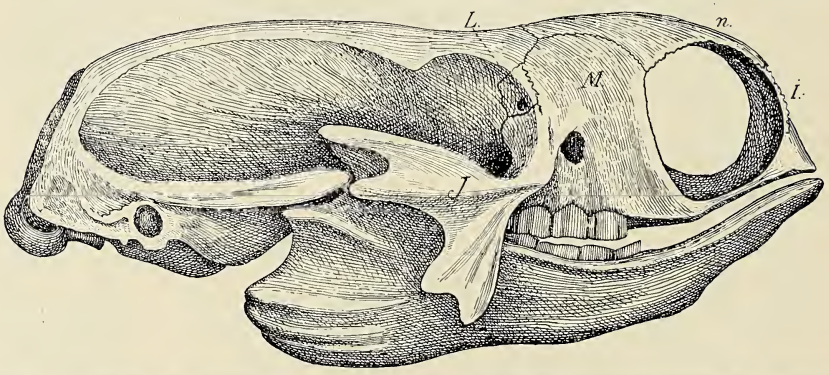


Fig. 71. Schädel von Grypotherium Darwini aus der Pampasformation von Buenos-Aires, von der Seite gesehen, $^1/_6$ der natürlichen Größe. I = Zwischenkiefer (Praemaxillare); M = Oberkiefer (Supramaxillare); n = Nasenbein (Nasale); L = Thränenbein (Lacrymale); J = Jochbein (Jugale). (Nach H. Burmeister.)

Körper auf dem von den Hinterbeinen und dem Schwanze gebildeten Dreifuß ruhte. Das erste fast vollständige Skelett von Megatherium americanum, das Don J. Gariga 1796 beschrieb, wurde im Pampaslehm bei Buenos Aires gefunden und im Jahre 1789 nach Madrid gebracht. Dem Skelette fehlte der Schwanz, und daher hat Cuvier das Skelett nicht ganz richtig rekonstruieren können. Seither sind mehrere Skelette in die großen europäischen Museen gelangt.

Die Familie der Ameisenbären (Myrmecophagidae) umfaßt die letzten Vertreter der Stammgruppe der Anicanodonta und zwar hat die lebende Gattung Myrmecophaga im Baue von Hand und Fuß sehr altertümliche Merkmale bewahrt, während das Gebiß hoch spezialisiert ist, da sämtliche Zähne verloren gegangen sind. Gegenwärtig sind die beiden anderen noch lebenden Gattungen

der Ameisenbären im Begriffe, zum Leben auf Bäumen überzugehen, da Tamandua halb als Erd-, halb als Baumtier und Cycloturus bereits als ausgesprochenes Klettertier im Geäste der Bäume lebt. Fossil sind die Ameisenbären erst seit dem Plistozän bekannt.

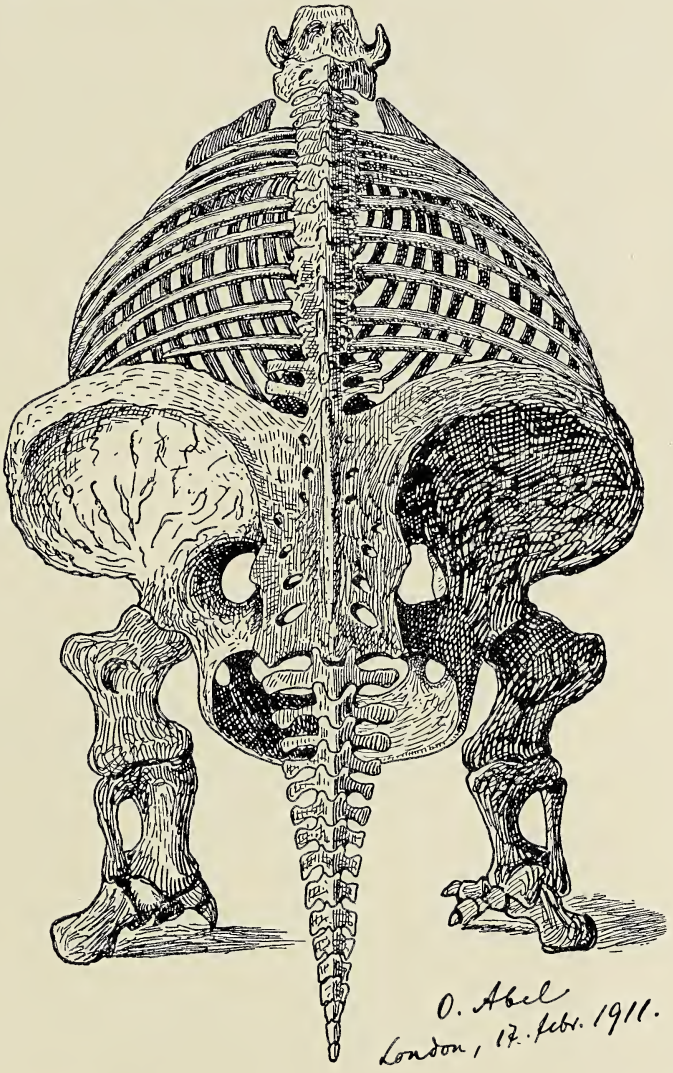


Fig. 72. Hinteransicht des Skelettes von Mylodon robustum aus dem Pampaslöß von Buenos-Aires. Das Tier erreichte die Höhe eines Elefanten. Das hier abgebildete Skelett befindet sich (mit Ausnahme des aus dem Royal College of Surgeons entnommenen Beckenabgusses) im British Museum of Natural History in London. Die Vorderextremitäten sind mit Ausnahme der Schulterblätter aus der Zeichnung weggelassen. (Nach O. Abel, 1912.)

Die Familie der Faultiere (Bradypodidae) kennen wir gleichfalls erst aus plistozänen Schichten Südamerikas. Auch sie stammen von Grabtieren ab, die erst später, sowie die Baumameisenfresser, zu der Lebensweise auf Bäumen übergegangen sind und dabei die merkwürdigen Spezialisationen erlangt haben, welche die Faultiere kennzeichnen.

Dieser ganzen Gruppe der Anicanodonta steht scharf geschieden die Gruppe der Hicanodonta gegenüber, die durch die lebenden Gürteltiere repräsentiert ist. Aus Gürteltieren sind schon in der Oligozänzeit die im Plistozän erloschenen Glyptodontidae hervorgegangen, die erst im Plistozän ihre Blütezeit erreichten und zu dieser Zeit mehrere riesenhafte Formen umfaßten.

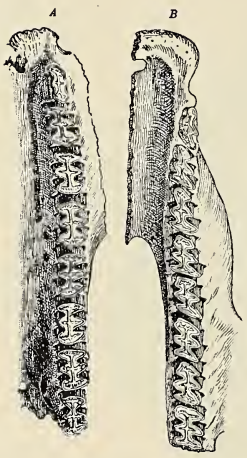


Fig. 73. Links: obere linke Zahnreihe, rechts: untere rechte Zahnreihe von Glyptodon reticulatum, Pampasformation (Plistozän) Argentiniens. $^2/_9$ natürl. Größe. (Nach H. Burmeister.)

Bei allen Hicanodonta ist der Körper in einen Knochenpanzer eingeschlossen, der bei den primitiveren Gattungen aus einzelnen gegeneinander verschiebbaren Ringen besteht, die bei den höher spezialisierten Formen teilweise, bei den am höchsten spezialisierten Formen aber vollständig untereinander verschmelzen. Hand in Hand mit dieser Verschmelzung der Panzerringe zu einem Panzer, der ebenso starr ist wie das Rückenschild der Schildkröten, geht eine weitgehende Verschmelzung benachbarter Wirbel zu unbeweglichen Komplexen. Insbesondere bilden die Rumpfwirbel einerseits und die Lenden mit den Sakralwirbeln andererseits derartige Komplexe; bei den primitiveren Formen sind die Schwanzwirbel frei, verschmelzen aber bei jenen Gattungen zu einer unbeweglichen Masse, deren Schwanzwirbel in einer langen Röhre und nicht in frei beweglichen Ringen eingeschlossen sind. Beispiele dafür sind die Gattungen Hoplophorus, Doedicurus und Panochthus. Außerdem verschmilzt der 7. Halswirbel mit den zwei ersten Brustwirbeln sowie der 2., 3., 4., 5. und 6. Halswirbel zu je einem unbeweglichen Komplex. — Das Schädeldach ist durch einen Knochenpanzer geschützt; der Schädel ist sehr kurz, vorn wie abgestutzt und der ganze Schädel sehr hoch und kurz. Auch

der Unterkiefer ist namentlich bei den ausgestorbenen Glyptodontiden sehr merkwürdig geformt und der fast alle Xenarthra kennzeichnende Fortsatz am Unterrande des Jochbogens (Fig. 79) sehr lang. Die Schneidezähne und Eckzähne fehlen immer, die Backenzähne sind von prismatischer Gestalt und bei den Glyptodontiden durch zwei tiefe Quereinschnürungen in drei Pfeiler geteilt (Fig. 73), wodurch sie auffallend an die Molaren von Wühlmäusen (Arvicoliden) erinnern.

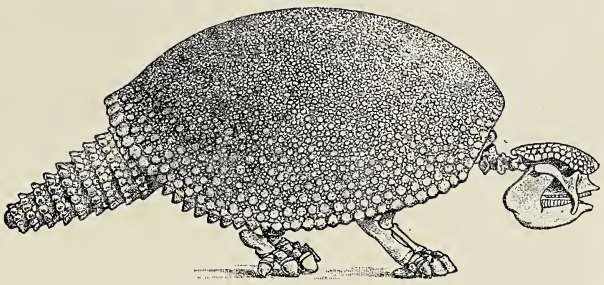


Fig. 74. Rekonstruktion von Glyptodon clavipes aus dem Plistozän (Pampasformation) von Buenos Aires; Länge etwa 2 m. (Aus dem Guide to the Foss. Mamm. and Birds, Brit. Mus. Nat. Hist. London, 1909.)

Diese Übereinstimmung in der Form deutet auf eine gleichartige Nahrung hin, ebenso wie wir aus der Ähnlichkeit der Molarenquerschnitte, d. h. der Kauflächenform der Mylodonmolaren mit

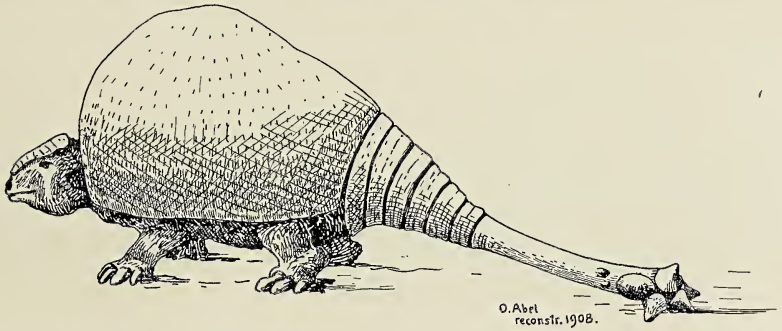


Fig. 75. Rekonstruktion von Doedicurus clavicaudatus aus dem Plistozän Argentiniens. Körperlänge etwa 4 m. (Nach O. Abel.)

den Molaren der südamerikanischen Trugratten (Octodontiden) auf eine gleichartige Funktion der Molaren schließen dürfen. Dies sind selbstverständlich nur Konvergenzerscheinungen, die in keiner Weise einem Anhaltspunkt für die Vermutung verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen Nagetieren und Gürteltieren bilden dürfen. Da die Gürteltiere keine Schneidezähne besitzen, so haben sie auch keinesfalls die Nahrung in ähnlicher Weise abschneiden können wie die Nagetiere.

Bei dem lebenden Riesengürteltier (Priodon giganteum) stehen 20 bis 25 Zähne in jedem Kiefer; sonst können wir eher weitgehende Reduktionen des Gebisses beobachten wie bei Stegotherium aus den miozänen Schichten von Santa Cruz in Patagonien, das nur 5 bis 6 rudimentäre Zähnchen im hintersten Abschnitt der sonst zahnlosen, sehr langgestreckten Kiefer trug und wahr-

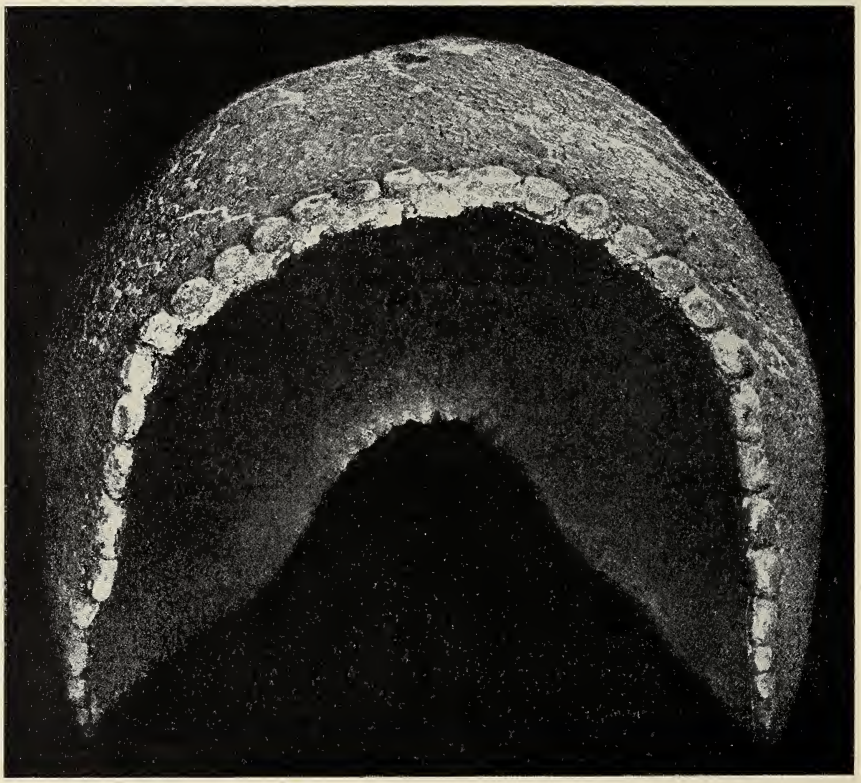


Fig. 76. Rückenpanzer von Brachyostracon cylindricum aus dem Plistozän des Amecatales in Mexiko, von hinten gesehen. $^1/_8$ der natürlichen Größe. (Nach B. Brown, 1912.)

scheinlich vorwiegend eine weiche Nahrung (Termiten und Ameisen) zu sich genommen hat.

Hand und Fuß der primitiveren Gürteltiere sind mit Grabkrallen ausgerüstet; die Glyptodontiden haben jedoch nicht mehr in Termitenhügeln graben können, da ihre Krallen zu hufartigen Gebilden verändert waren. Auch das Gebiß der Glyptodontiden spricht dafür, daß sie die Termitennahrung mit reiner Pflanzen-

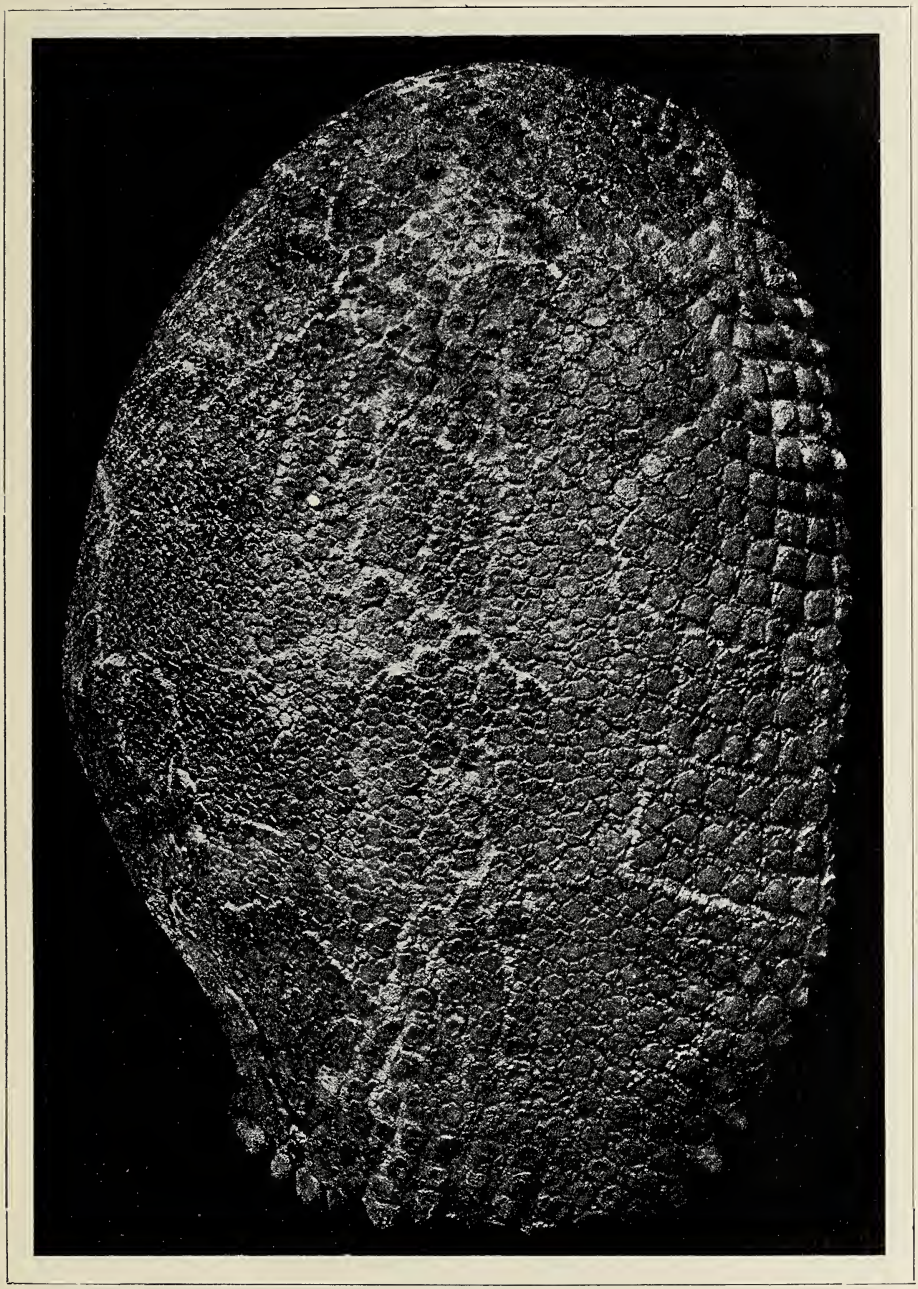


Fig. 77.

Rückenpanzer eines Glyptodontiden, Brachyostracon cylindricum, aus dem Plistozän des Amecatales in Mexiko, von rechts gesehen. Die Länge des Panzers beträgt 1,72 m. (Nach B. Brown, 1912.)

nahrung vertauscht haben wie der lebende Tolypeutes, dessen Krallen gleichfalls nicht mehr zum Graben verwendet werden.

Die Gürteltiere (Dasypodidae) sind mit einziger Ausnahme der im südlichen Nordamerika lebenden Gattung Tatusia nur aus Südamerika bekannt. Im Miozän Patagoniens begegnen wir zahlreichen Gattungen und Arten, unter denen namentlich die Gattung Peltephilus auffällt, deren Kopfschild zwei Hörner trägt; F. Ameghino nahm zwei Höckerpaare an, doch ist das Vorhandensein des vorderen fraglich (Fig. 78). Peltephilus besitzt ein quergeteiltes Squamosum, dessen vorderer Abschnitt nach der Auf-

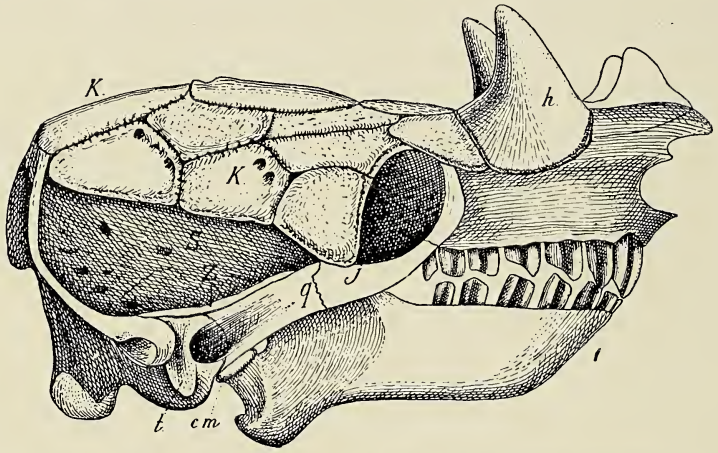


Fig. 78. Schädel von Peltephilus ferox aus dem Miozän Patagoniens. $^3/_4$ natürlicher Größe. q = (nach der Auffassung von F. Ameghino) Quadratum. (Nach F. Ameghino.)

fassung F. Ameghinos mit dem Quadratum der Reptilien homolog sein soll.

Stegotherium besaß einen auffallend langgestreckten Schädel und war, wie aus seinem Gebiß hervorgeht, myrmecophag; es darf jedoch deshalb noch nicht als der Ahne der Ameisenbären betrachtet werden.

Die Familie der Glyptodontiden erscheint zum ersten Male im Oligozän Argentiniens und erreicht im Plistozän Südamerikas den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Die Glyptodontiden sind nach Herstellung der Landverbindung zwischen Süd- und Nordamerika im Pliozän nach Norden ausgewandert (z. B. Brachyostracon, Fig. 76 und 77), sind aber dort ebenso wie in Südamerika noch im Plistozän erloschen. Die größten Formen sind Doedicurus (mit

etwa 4 m Körperlänge) und Panochthus (von der Größe eines Nashorns) gewesen, während die bekannteste Gattung Glyptodon nur etwa 2 m Länge erreichte.

Bei Glyptodon bestand der Schwanzpanzer (Fig. 74) aus zahlreichen, knöchernen, gegeneinander verschiebbaren Stachelringen; bei Panochthus, Hoplophorus und Doedicurus (Fig. 75) war das Ende der Wirbelsäule in eine zylindrische, mit Hornkegeln besetzte Röhre eingeschlossen, während der Abschnitt zwischen dem unbeweglichen Rumpfpanzer und der Schwanzröhre aus verschiebbaren Knochenringen bestand. Da die Hornbuckel und Hornkegel ihre stärkste Ausbildung am Ende der Schwanzröhre erreichen, so erhält dieselbe dadurch eine an die mittelalterlichen Morgensterne erinnernde Form und ist auch zweifellos eine sehr wirksame Verteidigungswaffe gewesen.

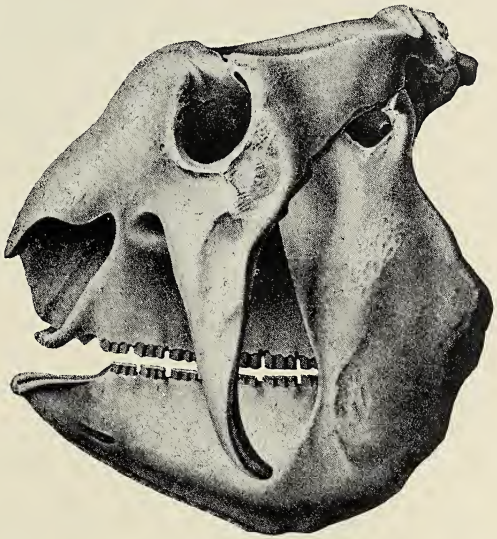


Fig. 79. Schädel von Glyptodon, von der Seite gesehen, ungefähr in $^1/_5$ der natürl. Größe. (Nach H. Burmeister.)

Die miozänen Gattungen waren verhältnismäßig klein und besaßen niedrigere Unterkiefer als die jüngeren Gattungen; auch waren die Schädel der miozänen Gattungen länger und die Gliedmaßen schlanker.

Welche Ursachen das Aussterben der mit vortrefflichen Verteidigungswaffen ausgerüsteten Glyptodontiden herbeigeführt haben, ist gänzlich ungewiß. Es ist die Vermutung ausgesprochen worden, daß die großen Säbelzahntiger ihre gewaltigen Hauer in die am wenigsten geschützte Halspartie einschlagen konnten und so das Tier, das sonst wie eine Schildkröte in einen jedem Angriff trotzenden Panzer eingeschlossen war, töten konnten; ob aber Smilodon und die verwandten Gattungen dieser furchtbaren Räuber tatsächlich die Glyptodontiden ausrotten konnten, erscheint eine noch offene Frage.

Die vorzeitlichen Nomarthra (die zahnarmen Säugetiere der Alten Welt).

In der Gegenwart ist diese Ordnung, die zu keiner Zeit der Erdgeschichte eine größere Bedeutung erlangt hat, nur durch die Erdferkel (Orycteropodidae) und Schuppentiere (Manidae) vertreten.

Das älteste Erdferkel ist Palaeorycteropus aus dem Obereozän und Oligozän des Quercy in Frankreich; im Unterpliozän

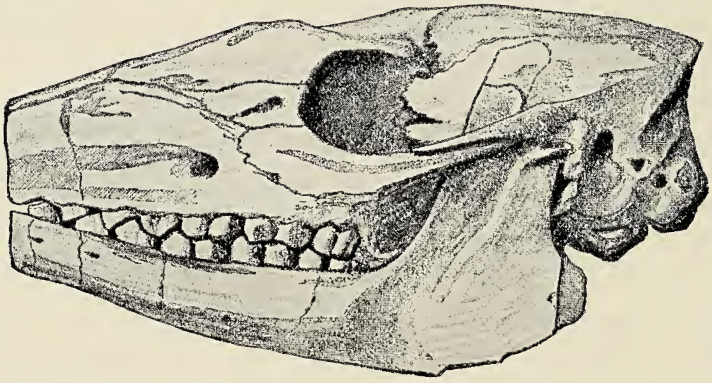


Fig. 80. Schädel von Orycteropus Gaudryi aus dem Unterpliozän von Samos; das vordere Schnauzenende fehlt. $^2/_3$ natürlicher Größe. (Nach C. W. Andrews, 1896.)

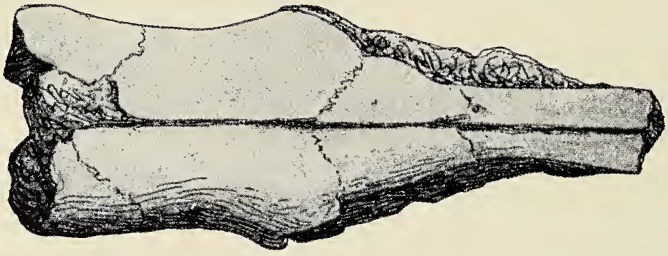


Fig. 81. Schädeldach von Necrodasypus Galliae aus dem alttertiären Phosphoriten des Quercy, von oben gesehen. Natürliche Größe. (Nach H. Filhol.)

von Samos und Pikermi in Attika fanden sich Reste der heute noch lebenden Gattung Orycteropus (Fig. 80). Die ältesten Schuppentiere kennt man gleichfalls aus dem Obereozän und Oligozän Frankreichs, wo Necrodasypus (Fig. 81) und Necromanis in den Phosphoriten des Quercy entdeckt worden sind.

Aus dem Miozän Bayerns kennen wir dürftige, aber sehr charakteristische Reste von Schuppentieren; in Spaltenausfüllungen der Jurakalke der Schwäbischen Alb, deren Alter durch die ein-

geschlossenen Säugetierreste als miozän bestimmt werden konnte, fanden sich Knochenreste von Teutomanis (Fig. 82) und Galliaetatus. Vielleicht sind auch einige noch nicht sicher bestimmte Reste aus gleichalterigen Ablagerungen Frankreichs als Reste von Schuppentieren zu deuten.

Sowohl die Erdferkel als auch die Schuppentiere stellen die letzten Reste eines wahrscheinlich uralten Säugetierstammes vor, dessen nächste Verwandte noch nicht ermittelt werden konnten.

Die vorzeitlichen Nagetiere.

Die Nagetiere sind wahrscheinlich in sehr alter Zeit, jedenfalls schon vor dem Beginne der Tertiärzeit, aus Insektenfressern hervorgegangen und haben sich in verschiedenen Richtungen hoch spezialisiert. Die Nager bilden in ihrer Gesamtheit einen Stamm, dessen Blütezeit nicht wie bei so vielen anderen Säugetierstämmen in die geologische Vergangenheit, sondern in die Gegenwart fällt; mehr als 900 Arten, die sich auf zahlreiche Gattungen und Familien verteilen, leben und sind über die ganze Erde verbreitet.

Fig. 82. Linker Oberarmknochen eines fossilen Schuppentiers, Teutomanis franconica, aus dem Mittelmiozän von Solnhofen in Bayern (aus einer Spalte im Jurakalk). Natürliche Größe. (Nach F. A. Quenstedt.)

Die ältesten bekannten Nagetiere sind in den Wasatch-Beds und Bridger-Beds Nordamerikas entdeckt worden. Im Obereozän werden sie häufiger, erscheinen zu derselben Zeit auch in Europa und sind hier bereits im Oligozän nicht selten. Auch in Südamerika treten die ersten Nager im oberen Oligozän auf; da aber dieser Erdteil vom Untereozän bis zum Pliozän von allen anderen Erdteilen völlig abgeschlossen war, so muß die Einwanderung der Nagetiere nach Südamerika schon im Untereozän stattgefunden haben.

Ein Kennzeichen dafür, daß die Nagetiere einen Stamm der Säugetiere darstellen, der den Höhepunkt seiner Entwicklung noch nicht überschritten hat, sondern noch mitten in einer Periode des Aufschwunges steht, ist die Tatsache, daß es keine einzige erloschene Familie der Nagetiere gibt, obwohl wir zahlreiche fossile Arten und Gattungen kennen. Obwohl ja nicht immer die

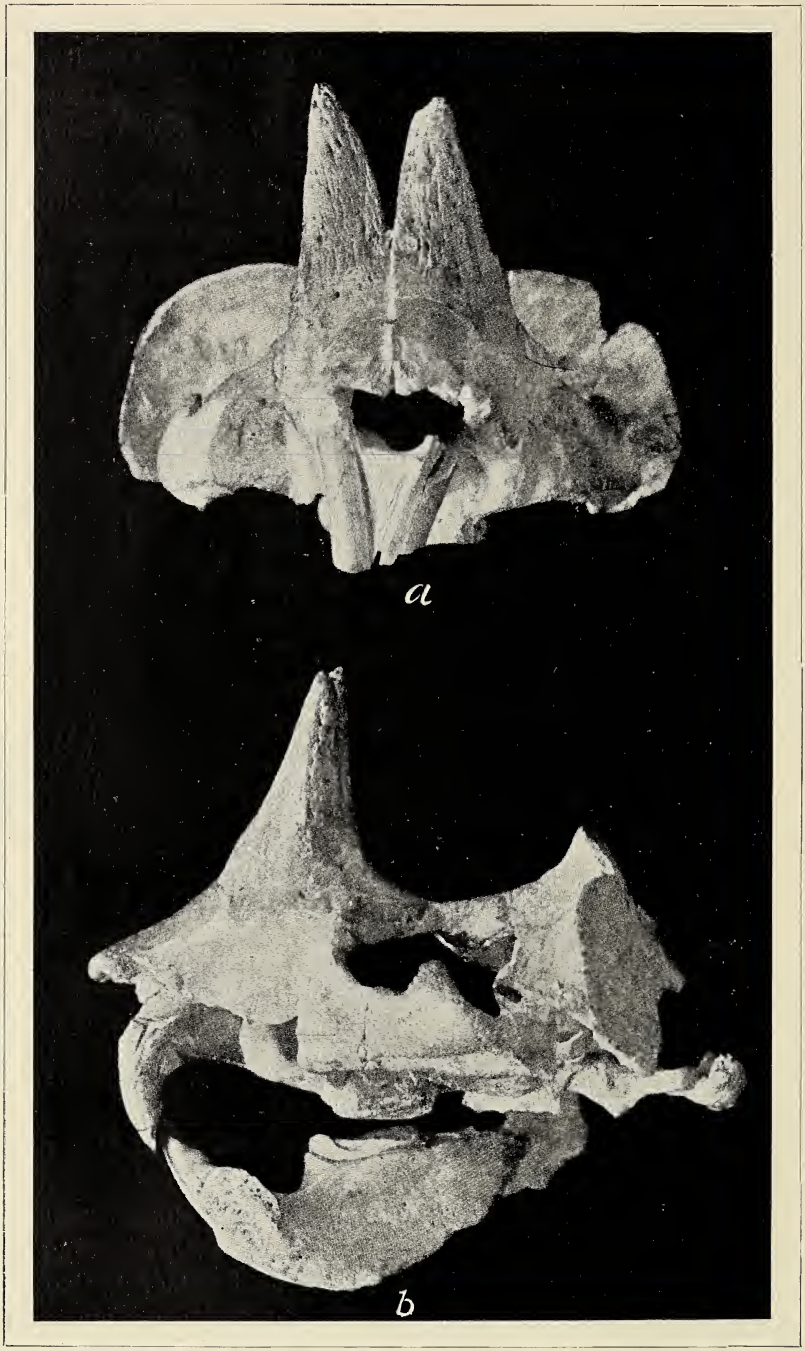


Fig. 83. Schädel von Epigaulus Hatcheri aus dem oberen Miozän (Olagallaformation, Peraceraszone) von Long Island in Kansas in natürlicher Größe; a von vorne, b von links gesehen. (Nach J. W. Gidley, 1907.)

Gliederung und Systematik der einzelnen Säugetierstämme nach denselben Prinzipien durchgeführt worden ist und die »Familien« oder »Unterfamilien« sehr ungleichwertige Größen darstellen, so ist doch aus dem Mangel an erloschenen größeren Zweigen

Fig. 85. Rekonstruktion von Paramys delicatus aus dem Mitteleozän Nordamerikas (Bridger-Beds von Wyoming), in $^1/_4$ natürlicher Größe. (Nach W. D. Matthew, 1910.)

oder »Familien« der Nagetiere zu ersehen, daß dieser Stamm sich noch auf allen Linien in Entwicklung befindet.

Freilich sind einige Seitenzweige der Nagetiere erloschen, aber es sind unbedeutende Gruppen, die niemals irgendeine hervorragende Rolle in der Geschichte der Nager gespielt haben.

So sind folgende »Unterfamilien« ausgestorben: die Ischyromyinae (Eozän und Oligozän Nordamerikas), zu denen die ältesten bekannten Nagetiere gehören; die am besten bekannten Gattungen sind Ischyromys (Unter- und Mitteloligozän) und Paramys (vom

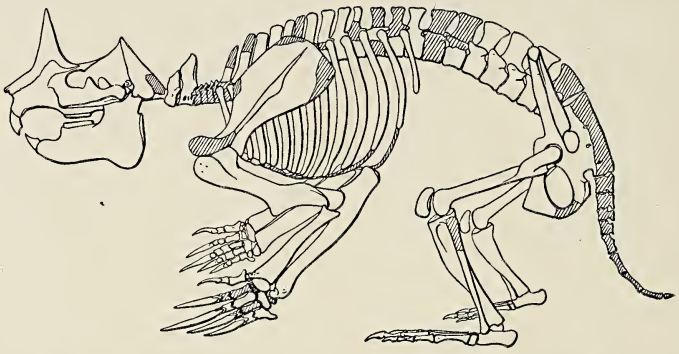


Fig. 84. Skelett von Epigaulus Hatcheri aus dem Obermiozän von Kansas (dasselbe Original wie Fig. 83) in $^1/_4$ natürlicher Größe. (Nach J. W. Gidley, 1907.)

Unter- bis zum Obereozän, Fig. 85); ausgestorben sind ferner die Mylagaulinae (gehörnte, grabende Nagetiere, wie z. B. Epigaulus (Fig. 83 und 84), Ceratogaulus (Fig. 86) und Mylagaulus, nur im Miozän und Pliozän Nordamerikas); die Proptychinae (Obereozän Nordamerikas); die Theridomyinae (Eozän bis Untermiozän von Europa); sollte es sich als richtig herausstellen, daß sie die Ahnen der Stachelschweine umfassen, so dürfen die Theridomyinen nicht als erloschen betrachtet werden; die Eomyinae (Oligozän Europas und Nordamerikas); endlich die Issiodoromyinae (Oligozän Europas).

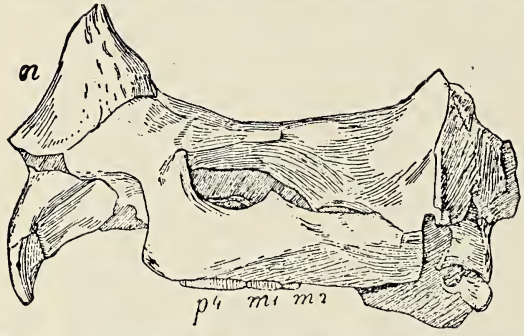


Fig. 86. Schädel eines gehörnten Nagers, Ceratogaulus rhinocerus, mit einem Hornpaare auf den Nasenbeinen. Aus dem Mittelmiozän von Colorado, Nordamerika. Natürl. Größe. (Nach W. D. Matthew.)

Alle aufgezählten Zweige des Nagetierstammes gehören den Simplicidentaten an, die nur ein Paar oberer Schneidezähne besitzen, im Gegensatz zu den frühzeitig abgetrennten Duplicidentaten mit zwei Paaren oberer Schneidezähne, zu welchen die Hasen gehören.

Die vorzeitlichen Huftiere*).

Ohne Zweifel bilden die Stämme, welche man als Huftiere im weitesten Sinne zusammenfassen darf, in ihrer Gesamtheit die Hauptmasse und die weitaus formenreichste Gruppe des ganzen Säugetierstammes. Mit außerordentlich seltenen Ausnahmen vom Beginne ihrer Entstehung an herbivor und nur mit wenigen Ausnahmen terrestrisch geblieben — Ausnahmen bilden die Sirenen, die amphibiotischen Anoplotherien und Flußpferde —, stellen sie in ihrer Gesamtheit den Kern der herbivoren terrestrischen Säugetiere dar. Im Gliedmaßenbau und im Gebisse sind außerordentlich verschiedene und mannigfache Anpassungswege eingeschlagen worden, die in ihren Endpunkten zu so gewaltigen Gegensätzen, wie Nashorn, Hirsch, Flußpferd, Gazelle, Elefant, Pferd, Seekuh und Kamel geführt haben, wozu noch die zahlreichen erloschenen Formen mit oft merkwürdiger Hörnerbildung, wie Arsinoitherium, Brontotherium, Titanotherium, Sivatherium, Protoceras und die Formen mit gewaltigen Geweihen,

*) **Superordnung: Ungulata (Huftiere).**

I. Stammordnung: Protungulata
(Stammgruppe der Ungulaten).

1. Familie: Mioclaenidae (? Ahnen der Artiodactyla).
2. Familie: Periptychidae.
3. Familie: Pantolambdidae (Ahnen der Amblypoda).
4. Familie: Phenacodontidae (Ahnen der Perissodactyla).
5. Familie: Meniscotheriidae (Ahnen der Ancylopoda).
6. Familie: Pleuraspidotheriidae.
7. Familie: Bunolitopternidae (Ahnen der Litopterna).

II. Ordnung: Artiodactyla (Paarhufer).

1. Subordnung: Hypoconifera.
   1. Familie: Dichobunidae.
   2. Familie: Elotheriidae.
2. Subordnung: Caenotheriidae.
   1. Familie: Caenotheriidae.
3. Subordnung: Euartiodactyla.
1. Superfamilie: Neobunodontia.
   1. Familie: Suidae.
   2. Familie: Hippopotamidae.
2. Superfamilie: Bunoselenodontia.
   1. Familie: Anthracotheriidae.
   2. Familie: Anoplotheriidae.
3. Superfamilie: Selenodontia.
   1. Familie: Oreodontidae.
      1. Subfamilie: Agriochoerinae.
      2. Subfamilie: Oreodontinae.
   2. Familie: Xiphodontidae.
   3. Familie: Camelidae.
   4. Familie: Tragulidae.
      1. Subfamilie: Tragulinae.
      2. Subfamilie: Gelocinae.
   5. Familie: Hypertragulidae.
   6. Familie: Cervidae.
      1. Subfamilie: Moschinae.
      2. Subfamilie: Cervulinae.
      3. Subfamilie: Cervinae.
      4. Subfamilie: Protoceratinae.
   7. Familie: Giraffidae.
      1. Subfamilie: Giraffinae.
      2. Subfamilie: Sivatheriinae.
   8. Familie: Antilocapridae.
   9. Familie: Cavicornia.
      1. Subfamilie: Aegodontia.
         Stämme: Neotraginae, Gazellinae, Rupicaprinae, Ovicaprinae, Ovibovinae.
      2. Subfamilie: Boodontia.
         Stämme: Cephalophinae, Pseudotraginae, Bubalidinae, Hippotraginae, Cervicaprinae, Tragelaphinae, Bovinae.

III. Ordnung: Amblypoda.

1. Familie: Coryphodontidae.
2. Familie: Dinoceratidae.

wie der Riesenhirsch (Megaceros euryceros) oder ein Hirsch mit mächtigem, reich verzweigtem Geweih aus dem oberen Pliozän des Arnotales in Toskana (Cervus Sedgwicki) hinzutreten.

Die wichtigsten Merkmale zur Unterscheidung, Gruppierung und Feststellung der Stammesgeschichte der Huftiere sind das Gebiß und der Gliedmaßenbau.

Allgemeine Bemerkungen über das Gebiß der Huftiere. — Die Huftiere stammen nach allen unseren bisherigen Erfahrungen von Ahnen ab, die ein vollständiges Gebiß mit 3 Schneidezähnen, 1 Eckzahn, 4 Prämolaren und 3 Molaren in jedem Kiefer besaßen. Diese Zahlen sind im Laufe der Stammesgeschichte der Huftiere in den einzelnen Stämmen sehr häufig vermindert und nur beim Lamantin (Manatus) vermehrt worden. Man pflegt die »Gebißformel« für Oberkiefer und Unterkiefer derart zu schreiben, daß die über einem Striche stehenden und durch Punkte getrennten Zahlen

---

IV. Ordnung: Hyracoidea.

1. Familie: Hyracidae.
2. Familie: Saghatheriidae.

V. Ordnung: Embrithopoda.

1. Familie: Arsinoitheriidae.

VI. Ordnung: Proboscidea.

1. Familie: Moeritheriidae.
2. Familie: Barytheriidae.
3. Familie: Dinotheriidae.
4. Familie: Palaeomastodontidae.
5. Familie: Elephantidae.
6. Familie: Desmostylidae.

VII. Ordnung: Sirenia.

1. Familie: Halicoridae.
2. Familie: Manatidae.

VIII. Ordnung: Pyrotheria.

1. Familie: Pyrotheriidae.

IX. Ordnung: Notoungulata.

1. Subordnung: Typotheria.
   1. Familie: Notopithecidae.
   2. Familie: Interatheriidae.
   3. Familie: Hegetotheriidae.
   4. Familie: Typotheriidae.
2. Subordnung: Toxodontia.
   1. Familie: Acoelodidae.
   2. Familie: Notohippidae.
   3. Familie: Nesodontidae.
   4. Familie: Toxodontidae.
3. Subordnung: Entelonychia.
   1. Familie: Notostylopidae.
   2. Familie: Isotemnidae.
   3. Familie: Leontiniidae.
   4. Familie: Homalodontotheriidae.
4. Subordnung: Astrapotherioidea.
   1. Familie: Trigonostylopidae.
   2. Familie: Albertogaudryidae.
   3. Familie: Astrapotheriidae.

X. Ordnung: Litopterna.

1. Familie: Machraucheniidae.
2. Familie: Proterotheriidae.
3. Familie: Adiantidae.

XI. Ordnung: Perissodactyla.

1. Familie: Tapiridae.
   1. Subfamilie: Lophiodontinae.
   2. Subfamilie: Tapirinae.
2. Familie: Rhinocerotidae.
   1. Subfamilie: Hyracodontinae.
   2. Subfamilie: Amynodontinae.
   3. Subfamilie: Rhinocerinae.
   4. Subfamilie: Elasmotheriinae.
3. Familie: Equidae.
4. Familie: Titanotheriidae.
   1. Subfamilie: Palaeosyopinae.
   2. Subfamilie: Titanotheriinae.

XII. Ordnung: Ancylopoda.

1. Familie: Chalicotheriidae.

die Anzahl vier verschiedener Kategorien der oberen Zähne andeuten, z. B. $\underline{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$, die unter dem Querstriche stehenden Ziffern die Zahl der Unterkieferzähne, z. B. $\underline{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$, so daß die Formel für das obere und untere Gebiß lautet: $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$. Fehlen ganze Kategorien, so wird für eine solche fehlende Kategorie eine Null eingesetzt, z. B. $\frac{1 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3}$ für Palaeomastodon, einen primitiveren Vertreter der Elefanten aus dem Oligozän Ägyptens, oder für Dinotherium $\frac{0 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3}$ usf.

Ursprünglich standen die Zähne in dichtgedrängter Reihe, und nur die Lückenzähne dürften schon bei den ältesten Huftieren kleine Abstände zwischen sich freigelassen haben.

Die Schneidezähne und Eckzähne waren anfänglich den Carnivoren sehr ähnlich; sie differenzierten sich in den einzelnen Stämmen ganz verschieden. Bei den Rüsseltieren wurden die oberen und unteren Schneidezähne anfangs sehr beträchtlich vergrößert; bei den Dinotherien wurden nur die unteren Schneidezähne zu mächtigen Hauern ausgebildet, während die oberen ganz verloren gingen; bei einem anderen Stamme der Rüsseltiere, deren lebende Nachkommen die Elefanten bilden, verkümmerten dagegen später die unteren Schneidezähne, nachdem sie lange Zeiträume hindurch mächtige Hauer gewesen waren, und es blieben nur die oberen Schneidezähne übrig, die sich zu gewaltigen Stoßzähnen ausbildeten. Auch bei der Gruppe der Seekühe entwickelte sich im Stamme der Halicoriden ein oberes Schneidezahnpaar stärker als die beiden benachbarten und blieb beim Dugong schließlich allein zurück, während die beiden anderen Schneidezahnpaare verschwanden.

Bei dem Stamme der auf Südamerika beschränkten Notoungulaten erhielten die Schneidezähne eine nagezahnartige Form, wobei sie jedoch von vorne nach hinten und nicht wie bei den Nagern seitlich komprimiert wurden; indessen ist es in der Gruppe der Huftiere niemals zu einer Spezialisation wie bei den Nagetierzähnen gekommen, da vor allem die Kieferbewegung mit Ausnahme der Elefanten niemals in der Weise wie bei den Nagetieren ausgeführt wurde. Bei den Notoungulaten schleiften die auf der Hinterseite schmelzlosen Schneidezähne des zweiten oberen Paares auf der Vorderseite des vergrößerten dritten unteren Paares und nicht

auf der Hinterseite des zweiten unteren Schneidezahnpaares wie bei den Nagetieren. Da aber bei den echten Nagetieren der Unterkiefer eine Vor- und Rückwärtsbewegung auszuführen vermag, bei den Huftieren aber nicht, so erklärt sich, warum die Schneiden des zweiten unteren Schneidezahnpaares der Nagetiere ihrerseits die Hinterseite des oberen zweiten Schneidezahnpaares anschleifen, wodurch die für Nagetiere so überaus bezeichnende Art der Zahnabkauung entsteht.

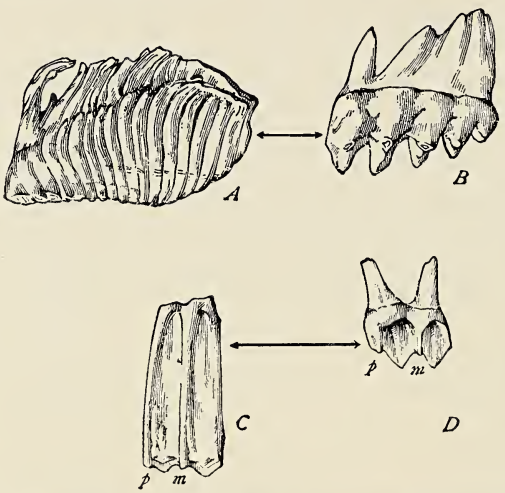


Fig. 87. Brachyodonte und hypsodonte Molarentypen der Ungulaten. A: hypsodont-hochkronig: Elephas meridionalis. B: brachyodont, niedrigkronig: Mastodon americanum. — C: hypsodont, hochkronig: Equus caballus. — D: brachyodont, niedrigkronig: Anchitherium aurelianense. (Nach H. F. Osborn.)

Die Eckzähne der Huftiere sind nur in sehr wenigen Stämmen besonders ausgebildet worden; zu Hauern wurden sie bei den Amblypoden, Protoceratiden, Schweinen, Anthracotheriiden, Flußpferden, Zwerghirschen usf., gingen aber in den meisten Stämmen sehr bald verloren, wenn die Anpassung an die Pflanzennahrung fortschritt und die Zähne nicht als Werkzeug oder Waffe verwendet wurden. Bei einigen Gruppen unter den Paarhufern haben die unteren Eckzähne die Funktion und somit auch die Form und Größe von Schneidezähnen übernommen.

Die Backenzähne der Huftiere weisen einen außerordentlichen Formenreichtum auf. Mit wenigen Ausnahmen (jüngere Proboscidier und jüngere Sirenen) fand und findet bei allen Ungulaten ein Zahnwechsel statt. Hierbei werden die Schneidezähne, Eckzähne und Backenzähne des Milchgebisses mit Ausnahme der bleibenden drei Molaren (M_1, M_2, M_3) durch Schneidezähne, Eckzähne und »Prämolaren« des Ersatzgebisses oder permanenten Gebisses ersetzt. Ursprünglich waren die Prämolaren von den Molaren formverschieden, während der hinterste Milchbackenzahn den gleichen Bau wie der ihm folgenden Molar zeigt; erst später

tritt eine Formveränderung in der Weise ein, daß die Prämolaren immer molarenähnlicher werden (»Molarisierung« der Prämolaren). Von dieser Regel gibt es nur insofern Ausnahmen, als in einzelnen Stämmen (Perissodactylen) der vorletzte untere Milchbackenzahn komplizierter als die Molaren gebaut ist.

Ursprünglich waren die Backenzähne der Ungulaten niedrig (»brachyodont«) und besaßen im Unterkiefer zwei, im Oberkiefer drei Wurzeln. Im Laufe der Stammesgeschichte teilt sich die breite Innenwurzel der oberen Molaren und die beiden Wurzeln der unteren Molaren, so daß vierwurzelige Zähne entstehen. In den verschiedenen Stämmen der Ungulaten hat sich ferner beim Übergang von weicher zu harter Pflanzenkost eine Erhöhung der Zahnkronen und Verlängerung der Wurzeln eingestellt, so daß die Backenzähne hochkronig (»hypselodont« oder »hypsodont«) wurden. Dieser Prozeß hat sich in den verschiedenen Stämmen ganz unabhängig von den anderen vollzogen und schließlich zur Ausbildung von säulenförmigen Zähnen geführt, deren Wurzeln lange Zeit nachwachsen und sich erst im höheren Alter schließen (Fig. 87).

Die Endglieder der einzelnen Ungulatenstämme weisen außerordentliche Gegensätze im Baue der Zahnkronen auf. Wenn wir den oberen Backenzahn eines Pferdes mit dem eines Elefanten, eines Schweines, einer Gazelle, eines Nashorns usf. vergleichen, so bestehen so tiefgreifende Unterschiede, daß es zuerst kaum möglich erscheint, diese divergenten Typen auf einen einheitlichen Ausgangspunkt zurückzuführen. Die fossilen Vertreter der einzelnen Huftierstämme setzen uns jedoch in die Lage, die Geschichte der verschiedenen Formenreihen zurück zu verfolgen. Auf diese Weise hat sich ergeben, daß die Ungulatenahnen ein Gebiß besessen haben, daß sich in den Grundzügen nicht wesentlich von dem Gebißtypus der ältesten Creodontier unterscheidet, so daß wir annehmen müssen, daß die heute rein herbivoren Ungulaten nach Durchlaufung einer sehr frühen omnivoren Stufe von carnivoren Placentaltieren abstammen.

Der Ausgangspunkt, bis zu dem wir den Typus der oberen Molaren der Huftiere verfolgen können, ist ein niedrigkroniger Zahn, der drei in Dreieckform angeordnete Höcker oder Spitzen besitzt. Man spricht daher entweder von einem trituberkulären (Cope) oder, mit Rücksicht auf die Anordnung der Spitzen in Dreieckform, von einem trigonodonten Molaren (nach Trigon = Dreieck. Terminus von Rütimeyer).

Die Molarenspitzen sind ursprünglich derart angeordnet, daß das Dreieck seine Spitze nach innen kehrt, so daß wir zwei Außenhöcker und einen Innenhöcker bei einem oberen Molaren zu unterscheiden haben. Der vordere Außenhöcker wird Paracon (pa), der hintere Außenhöcker Metacon (me), der gegenüberstehende Innenhöcker Protocon (pr) genannt.

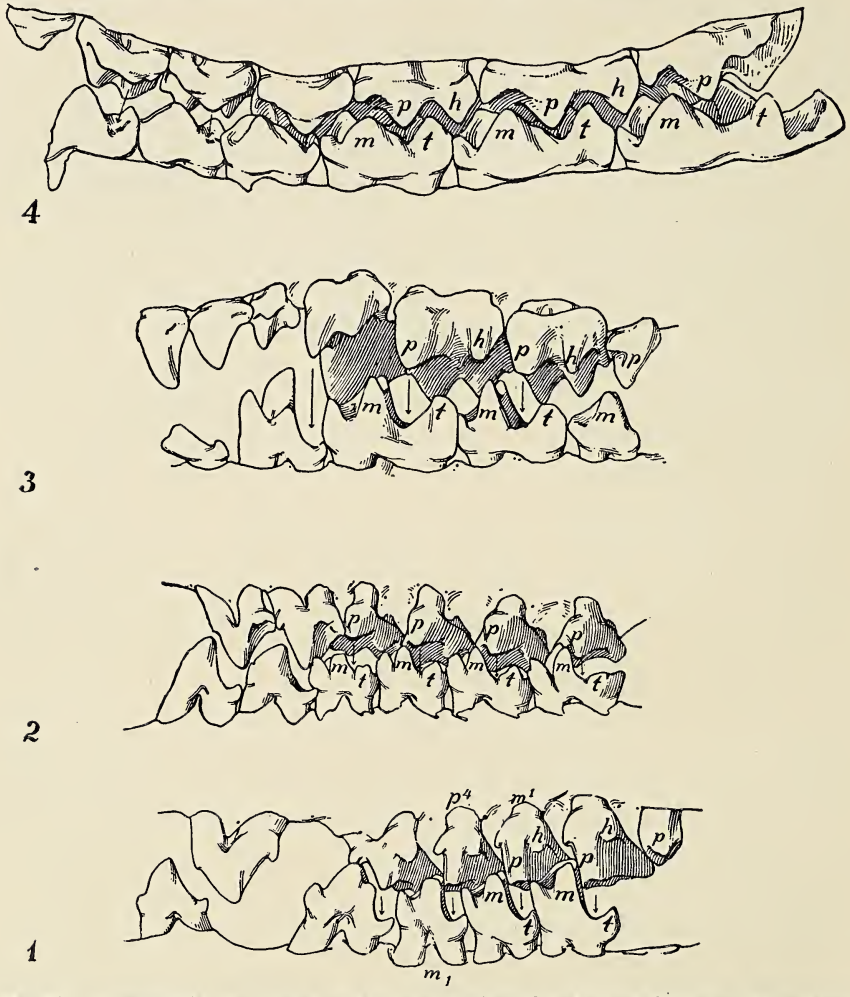


Fig. 88. Innenansicht der oberen und unteren Backenzähne bei verschiedenen Säugetieren, um die Art des Ineinandergreifens der Zahnkronenhöcker zu zeigen. Der Protocon (p) greift zwischen das Metaconid (m) und Talonid (t) der unteren Zähne ein, während der Hypocon (h) zwischen das Talonid (t) des unter ihm stehenden Molaren und das Metaconid (m) des nächstfolgenden unteren Molaren eingreift.

1. Centetes (Borstenigel, Madagaskar).
2. Didelphis (Beutelratte).
3. Erinaceus (Igel).
4. Telmatotherium cultridens, ein Titanotheriide aus dem Eozän Nordamerikas.

(Nach W. K. Gregory, 1910.)

Zwischen dem Protocon und dem vorderen Außenhöcker einerseits und dem Protocon und hinteren Außenhöcker anderseits entsteht später, je ein Zwischenhöcker; der vordere wird Protoconulus (pl), der hintere Metaconulus (ml) genannt.

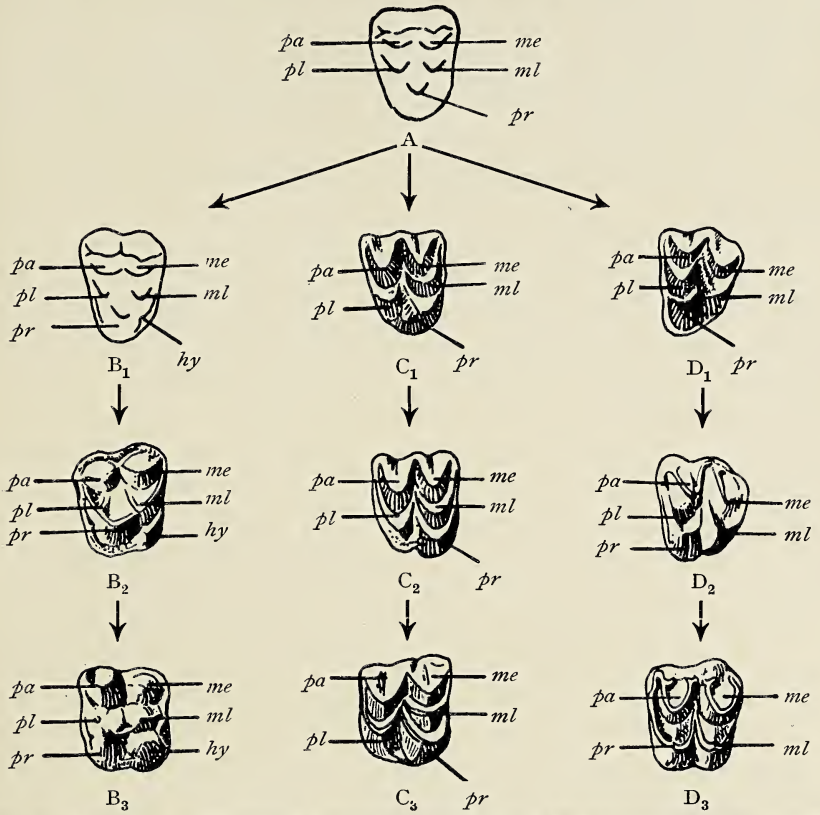


Fig. 41. Die drei verschiedenen Spezialisationswege der Artiodactylenmolaren. (Nach H. G. Stehlin, 1910.)
A: die gemeinsame Ahnenform (schematisiert.)
1. Reihe: Hypoconifera. B_1: primitive Dichobunidenform. — B_2: Hyperdichobune nobilis. — B_3: Dichobune leporina.
2. Reihe: Caenotheriidae. C_1: Oxacron Courtoisi. — C_2: Caenotherium spec. — C_3: Caenotherium laticurvatum
3. Reihe: Euartiodactyla. D_1: Pseudamphimeryx Renevieri. — D_2: Dacrytherium ovinum. — D_3: Dichodon cuspidatum.
pr = Protocon, pa = Paracon, me = Metacon, pl = Protoconulus, ml = Metaconulus, hy = Hypocon.

Aus diesem trigonodonten Molarentypus entstand nun bei den verschiedenen Huftierstämmen ein Typus, der durch einen sich immer mehr der Viereckform nähernden Kronenumriß gekennzeichnet ist. Wie H. G. Stehlin 1910 gezeigt hat, ist dieser

aus dem trigonodonten oder triangulären Molaren hervorgegangene quadranguläre Molarentypus auf ganz verschiedenen Wegen zustande gekommen, und es ist außerordentlich wichtig, diese zu verfolgen, da wir auf diese Weise sichere Aufschlüsse über die phylogenetischen Beziehungen zwischen den einzelnen Stämmen erhalten.

Im Stamme der Artiodactylen ist die Entstehung des quadrangulären Molaren auf drei verschiedenen Wegen erfolgt. Diese Wege sind folgende:

1. Gruppe der Hypoconifera: Familie Dichobunidae und Elotheridae.

Umformungsweg: Der Protocon rückt etwas nach vorne, der Metaconulus wird kräftiger; an der Grenze zwischen beiden entsteht ein neuer Höcker, zuerst in Form einer kleinen Verdickung des Basalbandes (Hyperdichobune nobilis), der später zu einem selbständigen Höcker oder Hypoconus (hy) erstarkt. Hier ist also zu den bestehenden Höckern ein neuer hinzugetreten, so daß auf diesem Wege die quadranguläre Krone von Dichobune leporina entstand.

2. Gruppe der Caenotheriidae.

Umformungsweg: Der Protocon rückt nach hinten, der Protoconulus wird stärker und rückt nach innen. Dadurch entsteht schließlich auf dem Wege über Oxacron Courtoisi und Caenotherium spec. der quadranguläre Molarentypus von Caenotherium laticurvatum, der zwar dem Typus von Dichobune oberflächlich gleicht, aber auf ganz andere Weise entstanden ist. Der Hypocon ist hier nicht zur Ausbildung gelangt; seine Stelle vertritt in physiologischer Hinsicht der Protocon.

3. Gruppe der Euartiodactyla: sämtliche übrige Artiodactylen.

Umformungsweg: Der Protocon rückt nach vorne, der Metaconulus erstarkt (Pseudamphimeryx Renevieri) und rückt weiter nach hinten und innen (Dacrytherium ovinum), bis die quadranguläre Form auch hier erreicht wird (Dichodon cuspidatum).

Somit ergibt sich, daß die Rolle des hinteren inneren Haupthöckers des quadrangulären Artiodactylenmolaren in der einen Reihe von dem neu entstandenen Hypocon, in der zweiten Reihe vom Protocon, in der dritten Reihe vom Metaconulus übernommen wurde.

Dieses Beispiel zeigt, wie vorsichtig man bei der morphologischen Analyse des Ungulatengebisses zu Werke gehen muß, um vorschnelle Identifizierungen der Höcker mit jenen des trituberkulären Urtyps zu vermeiden.

Die Molaren sind ursprünglich von einem kräftigen, die Kronenbasis umziehenden Schmelzwulste, dem Basalband oder Cingulum umgeben, das häufig perlschnurartig gekörnt ist. Aus ihm entwickelten sich bei vielen Formen neue Schmelzhöcker (z. B. der Hypocon der Hypoconifera).

Bei manchen Ungulaten haben sich an der Außenwand der Molaren senkrechte Schmelzpfeiler entwickelt, die in einzelnen

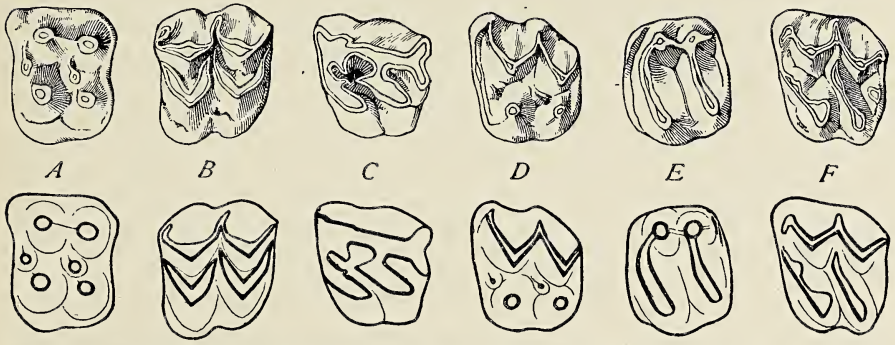


Fig. 90. Verschiedene Spezialisationswege der oberen Ungulatenmolaren. A, bunodont: Hyracotherium. — B, selenodont: Protoceras. — C, lophodont: Rhinoceros. — D, bunoselenodont: Palaeosyops. — E, lophobunodont: Tapirus. — F, lophoselenodont: Anchitherium. (Nach H. F. Osborn.)

Stämmen (z. B. Pferde, Wiederkäuer, Litopterna, Titanotheriiden usf.) eine besondere Stärke erreichen. Der vorderste Pfeiler entsteht aus der vorderen Außenecke des Cingulums, lehnt sich an den Paracon an und wird Parastyl (ps) genannt. In der Mitte der Außenwand liegt der Mesostyl (ms), am hinteren Ende der Außenwand der sich an den Metacon anlehnende Metastyl (mts). Mitunter sind alle drei Außenpfeiler entwickelt, mitunter nur zwei (z. B. bei den Hirschen, wo nur Mesostyl und Parastyl auftritt) oder nur einer (z. B. Rhinozeros mit dem Parastyl). Eine sekundäre Pfeilerbildung tritt in der Regel an den Molaren der Hirsche auf, wo an der Innenseite der oberen Molaren ein kegelförmiger Schmelzhöcker ausgebildet ist.

Die Anpassung der Molaren an die verschiedene Nahrung — weiche oder harte Pflanzennahrung — hat zu einer

außerordentlich mannigfaltigen Veränderung der Krone geführt. Je nachdem, ob saftige oder strohige Pflanzen als Futter dienen, verändert sich das Bild und die Struktur der Molarenkronen.

Der ursprünglichste Molarentypus ist der Höckerzahntypus (bunodonte Molaren). Zuerst sind nur wenige Höcker vorhanden, wie bei Hyracotherium, einem Pferdeahnen aus dem Eozän Nordamerikas; außer den fünf von trigonodonten Molaren übernommenen Höckern ist nur noch der Hypocon als Neuerwerbung hinzugetreten. Dies ist der oligobunodonte Molarentypus, dem als Endglied der bunodonten Anpassungsreihe die polybunodonten Molaren von Sus, Tetrabelodon und Metaxytherium gegenüberstehen. Die Neubildung der Höcker ist bei den Schweinen, Mastodonten und Sirenen teils am Hinterende der Molaren (nie am Vorderende), teils in den Tälern zwischen den ursprünglichen Haupthöckern erfolgt. Eine höchst eigenartige, extreme Spezialisation des bunodonten Molarentyps repräsentiert die Gattung Desmostylus, die wahrscheinlich eine aberrante Proboscidierfamilie darstellt und aus dem ? Miozän von Japan und Kalifornien bekannt ist. Die Molaren sind hochgradig hypselodont und bestehen aus zahlreichen senkrechten Pfeilern.

Dem Höckerzahntypus steht der Jochzahntypus gegenüber. Die Jochzähne oder lophodonten Molaren sind dadurch gekennzeichnet, daß sich zwischen den Haupthöckern Kämme ausbilden und die ursprünglich getrennten Höcker in diese Kämme einbezogen werden. Nun ist die Ausbildung lophodonter Molaren entweder derart erfolgt, daß sich nur quer zur Längsachse der Krone und senkrecht zur Kieferachse stehende Querjoche ausbilden; man spricht von einem Vorjoch (Protoloph) und Nachjoch (Metaloph), wenn nur zwei parallele Joche ausgebildet sind. Diesem Molarentypus begegnen wir z. B. unter den Rüsseltieren bei Dinotherium, unter den südamerikanischen Pyrotheria bei Pyrotherium. Bei vielen anderen Stämmen hat sich jedoch außer dem Vor- und Nachjoch noch ein Außenjoch (Ectoloph) entwickelt; Beispiele dieser Modifikation sind Protapirus, Lophiodon, Hyrachyus. Protoloph und Metaloph stehen meist nicht senkrecht zum Ectoloph, sondern treffen dasselbe unter spitzem Winkel.

Eine Abänderung des Jochzahntyps repräsentieren die oberen Molaren von Coryphodon (Fig. 91). Der Protoloph verbindet Parastyl, Protoconulus und Protocon und steht sehr schräg zur Kieferachse;

der zum Protoloph parallele Ectoloph verbindet Paracon, Mesostyl und Metacon; ein Metaloph ist nicht zur Ausbildung gelangt, dagegen zieht eine Leiste vom Protocon gegen die hintere Außenecke des Molaren. Aus dieser Leiste entwickelt sich mitunter ein neuer Höcker (Hypocon). In morphologischer Hinsicht ist also der Molar von Coryphodon von jenem der Tapire und Nashörner fundamental verschieden.

Die lophodonten oberen Molaren erfahren bei den Nashörnern eine stufenweise sich steigernde Komplikation. Im Quertal zwischen Protoloph und Metaloph entsteht in dem Winkel gegen den Ectoloph ein Kamm, der in das Tal vorspringt (Crista); vom Protoloph entwickelt sich gleichfalls eine ins Tal vorspringende Leiste (Antecrochet) und vom Metaloph in entgegengesetzter Richtung das Crochet. Bei jüngeren Rhinocerotiden kommt es mitunter durch Verschmelzung von Crista und Crochet zur Abschnürung einer trichterförmigen Grube (Praefossette), während sich zwischen dem Metaloph, Ectoloph und der Hinterwand des Zahns durch Ausbildung einer Leiste, die Postfossette schließt. Endlich entstehen in den Tiefen der Täler und Fossetten Zementschichten, welche ebenso wie die sekundären Sporne die Aufgabe haben, einer zu raschen Abnutzung der Molaren Widerstand zu leisten.

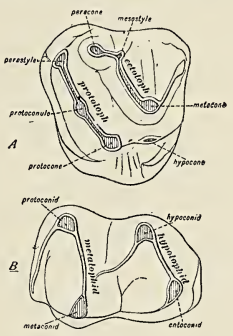


Fig. 91. A oberer linker Molar, B unterer rechter Molar von Coryphodon aus dem unteren Eozän Nordamerikas, etwas schematisiert. (Nach H. F. Osborn.)

Den bisher genannten lophodonten Typen, die man als oligolophodont bezeichnen kann, steht der polylophodonte Elefantenmolar gegenüber, bei welchem die Jochzahl an einzelnen fossilen Typen wie beim Mammut auf 27 steigt. Diese Joche sind als dünne Lamellen entwickelt, deren Zwischenräume mit Zahnzement ausgefüllt sind, wodurch die Widerstandskraft des Zahns gegen eine vorzeitige Abnützung gesteigert wird.

Der dritte Haupttypus der oberen Ungulatenmolaren ist der selenodonte. Er geht wie die übrigen Typen auf den trigonodonten Typus zurück. Daß der quadranguläre Artiodactylenmolar nicht auf einen quadrituberkulären Typus (Protocon, Paracon, Metacon, Hypocon) zurückgeht, sondern auf den triangulären trituberkulären Typ, dem der Hypocon fehlt, wurde schon früher erörtert. Die Haupthöcker und Zwischenhöcker des Aus-

gangstypus haben sich bei den verschiedenen Paarhuferstämmen derart differenziert, daß die Höcker durch Ausbildung divergierender Kämme die Gestalt eines V und später die eines Halbmondes erhielten, der eine mondsichelförmige Abnützungsfläche aufweist.

Diesen Typen schließt sich ein Mischtypus an, der als »bunoselenodonter« Molarentypus bezeichnet wird. Bei diesen Molaren ist zwar ein Ectoloph entwickelt, aber es fehlen Protoloph und Metaloph; an ihrer Stelle sind entweder Protoconulus, Protocon, Metaconulus und Hypocon als niedrige Höcker ausgebildet oder nur einige derselben. Diesen Typus repräsentiert Palaeosyops (Familie der Titanotheriidae); bei anderen bunoselenodonten Typen sind sehr schwache Querjoche ausgebildet, neben ihnen jedoch ein großer, niedriger, konischer Innenhöcker (Chalicotheridae).

Ein weiterer »Mischtypus« sind die lophoselenodonten Molaren einiger Ungulatenstämme. Ein Beispiel dieses Molarentypus bieten uns die jüngeren Equiden. Ihre oberen Molaren zeigen eine auffallende Ähnlichkeit mit jenen der Boviden; indessen handelt es sich hier nur um konvergente Anpassungen und nicht um eine Homologie der Struktur.

Der untere Molar der Ungulaten ist vom trituberkulärsektorialen Molarentypus der primitiven Placentalier abzuleiten, der einen Außenhöcker — Protoconid (prd) — sowie zwei Innenhöcker, den vorderen — Paraconid (pad) — und hinteren — Metaconid (med) besitzt. Dies wäre ein Spiegelbild der oberen Trituberkulärzähne, wenn nicht am Hinterende des Unterkiefermolaren noch ein Anhang, das Talonid (t) als Antagonist des Protocon vorhanden wäre. Bei dem sehr primitiven Creodontier Triisodon aus dem Puerco ist aus dem Talonid ein zweiter Außenhöcker, das Hypoconid (hyd) entstanden, so daß der Unterkiefermolar funktionell quadrituberkulär ist. Später entwickelten sich aus dem Talonid, das niedriger war als das alte Trigonid, zwei weitere Höcker und zwar eine unpaare Spitze am Hinterende, das Mesoconid (msd), auch Hypoconulid genannt und eine hintere Innenspitze, das Entoconid (end), mitunter auch Entoconulid genannt.

Bei den bunodonten Huftieren ist der Unterkiefermolar vierhöckerig und zwar fehlt das Paraconid.

Bei den lophodonten Unterkiefermolaren werden, wenn nur zwei Querjoche entwickelt sind, das vordere als Metalophid, das hintere als Hypolophid bezeichnet. Tritt am Hinterende ein

drittes Joch auf (z. B. bei Titanotherium), so bezeichnet man dasselbe als Hypoconulid, auch wenn es deutlich als Querkamm und nicht als Höcker ausgebildet ist.

Die Gliedmaßen der Huftiere und ihre phylogenetische Entwicklung. — Die Huftiere stammen von fünffingerigen und fünfzehigen Vorfahren ab, bei denen der Daumen und die Großzehe noch den übrigen Fingern und Zehen gegenübergestellt werden konnten. Die letzten Reste dieser »Opponierbarkeit« sind noch in Hand und Fuß eines Protungulaten, des Phenacodus primaevus aus dem Untereozän (Wasatch) von Wyo-

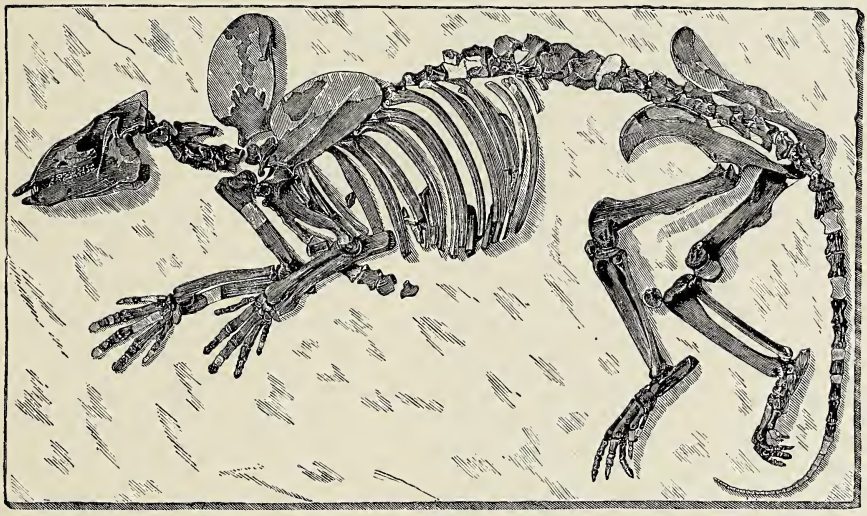


Fig. 92. Skelett von Phenacodus primaevus aus dem Wasatch-Beds (Coryphodonzone, Untereozän) von Wyoming, das in der hier dargestellten Lage entdeckt wurde. (Nach E. D. Cope.)

ming zu erkennen, dessen Hinterfuß die Zehen in ganz eigentümlicher, nach hinten zurückgeschlagener Stellung zeigt, was auf eine große Bewegungsfreiheit der Zehen im Leben hindeutet und nicht etwa durch postmortale Krümmungen entstanden ist. Die Hand von Phenacodus (Fig. 92) gleicht in auffallender Weise der Menschenhand, die ja überhaupt unter allen lebenden Säugetieren den primitivsten Handtypus repräsentiert, während sich die Affenhand durch Reduktion des Daumens und Verlängerung der Finger in den meisten Fällen als hochspezialisiert erweist.

Schon bei den Raubtieren haben wir gesehen, daß bei fortschreitender Anpassung an das Laufen auf festem Boden Hand und Fuß derart verändert werden, daß die mittleren Zehen und

zwar entweder nur eine oder zwei mittlere Zehen zu den Hauptträgern der Gliedmaßen werden, während die äußeren Finger und Zehen ihre Bedeutung verlieren, ohne daß es aber zu sehr weit vorgeschrittenen Stufen in dieser Anpassungsrichtung kommen würde.

Dieselbe Erscheinung zeigt die Geschichte der Gliedmaßen der Huftiere. Obwohl ihre Geschichte einen ebenso langen Zeitraum umfaßt als die der Raubtiere, so ist doch die Spezialisation des Gliedmaßenskelettes mit Ausnahme sehr weniger Gruppen (z. B. der Klippschliefer oder Hyracoidea) viel weiter als bei den Raubtieren vorgeschritten, und es haben sich unter ihnen Gliedmaßentypen ausgebildet, wie sie in gleicher Spezialisationshöhe in keinem anderen Wirbeltierstamm ein Gegenstück finden, wie die Gliedmaßen der Pferde, Thoatherien, Hirsche, Gazellen usf.

Wie bei den Raubtieren sind auch bei den Huftieren beide Möglichkeiten der Ausbildung eines Stützfußes zur Ausbildung gelangt: entweder ist der Stützfuß mit der mittleren Zehe und dem Mittelfinger als Hauptstrahl und den beiden seitlichen als Nebenstrahlen ausgebildet und schrittweise bis zum Extrem der Pferdegliedmaßen gesteigert worden (»mesaxonischer Bau«) oder es sind die beiden mittleren Hauptträger der Extremität (dritter und vierter Zehen- und Fingerstrahl) als Stützen besonders ausgebildet worden, während die äußeren Finger und Zehen (erste, zweite und fünfte) verkümmerten (»paraxonischer Bau«).

Man hat häufig davon gesprochen, daß in der paraxonischen Hand der durch die Gliedmaßenachse laufende Druck sich gleichmäßig auf die dritte und vierte Zehe verteile. Das ist in dieser allgemeinen Fassung nicht richtig. Betrachten wir z. B. das Handskelett eines Schweines, so sehen wir, daß die Finger nicht senkrecht zur Horizontalebene aufgesetzt werden, sondern schräge, und zwar läuft die Handachse beim stehenden Tier schräge von vorne unten außen nach hinten oben innen. Hierbei hat der dritte Finger einen stärkeren Druck auszuhalten als der vierte, und von einer gleichmäßigen Verteilung des Druckes auf beide Finger kann keine Rede sein.

Anders steht dagegen die Sache bei jenen Paarhufern, deren Mittelhandknochen des dritten und vierten Fingers zu einem einheitlichen, festen Knochen verschmolzen sind (»Kanonenbein«), der dieselbe Aufgabe in physiologischer Hinsicht erfüllt, wie der einzelne Mittelhandknochen des dritten Fingers in der Pferde-

hand. Die unteren Enden dieses Kanonenbeines tragen getrennte Gelenkflächen für die drei Phalangen des dritten und vierten Fingers, und hier verteilt sich der durch das Kanonenbein laufende Druck gleichmäßig auf die Phalangen der beiden Finger. Darum hat auch z. B. das Reh, der Hirsch, die Gazelle usw. eine ganz andere Arm- und Handstellung, wie Schwein, Flußpferd usw. In physiologischer Hinsicht wirkt die hochspezialisierte Paarhuferhand durch die Verschmelzung der Mittelhandknochen als eine einfingerige, nur an den Enden gegabelte Hand, da sich der Druck nicht schon von der Handwurzel aus ungleichmäßig verteilt, sondern durch das Kanonenbein ebenso wie durch den dritten Mittelhandknochen des Pferdes durchläuft.

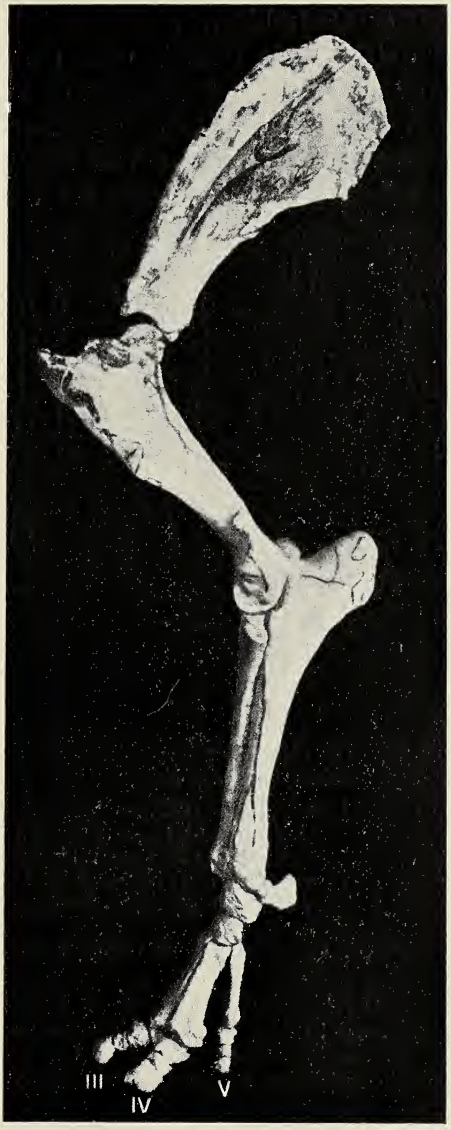


Fig. 93. Linker Arm eines primitiven, unteroligozänen Nashorns aus Nordamerika: Trigonias Osborni aus dem Chadron (Titanotheriumzone) am Warbonnet Creek, Sioux County, Nebraska. $^1/_7$ der natürlichen Größe. (Nach J. B. Hatcher.)

Die Entwicklung der fünfzehigen Gliedmaßen zu wenigzehigen ist im Stamme der Huftiere verhältnismäßig sehr rasch vor sich gegangen. Vielleicht hängt diese Erscheinung, die in so schroffem Gegensatz zu der langsamen Gliedmaßenentwicklung der Raubtiere steht, damit zusammen, daß sich die Huftiere ihren Angreifern nur selten entgegenstellten und zu wehrhaften Tieren entwickelten, wie die Nashörner,

Schweine und Flußpferde, sondern ihr Heil vor allen Dingen in der Flucht suchten. Das Auftreten mit voller Sohle gestattet jedoch in der Regel nur einen langsamen Gang. Die ältesten, primär fünfzehigen Huftiere haben sich kaum so schnell wie eine flüchtende Gazelle oder ein Pferd fortzubewegen vermocht. Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Huftiere haben sich nun infolge häufig geübten Laufens auf hartem Boden zunächst die Handwurzel und Fußwurzel über den Boden erhoben und behielten später auch bei ruhigem Gehen und Stehen diese

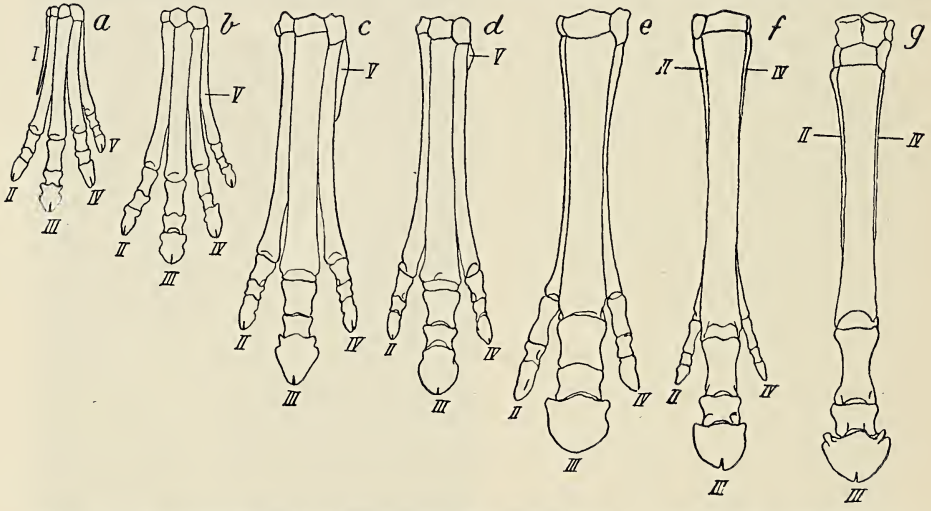


Fig. 94. Die phylogenetische Entwicklung der Pferdehand. — Die Reihe umfaßt nur nordamerikanische Equidenarten.

a) Eohippus pernix. — Wasatch (Untereozän). — (Nach O. C. Marsh.)
b) Orohippus agilis. — Bridger (Mitteleozän). — (Nach O. C. Marsh.)
c) Mesohippus celer. — White River (Unteroligozän). — (Nach O. C. Marsh.)
d) Miohippus anceps. — John Day (Oberoligozän). — (Nach O. C. Marsh.)
e) Hypohippus equinus. — Deep River (Mittel- und Obermiozän). — (Nach R. S. Lull.)
f) Neohipparion Whitneyi. — Arikaree (Untermiozän). — (Nach R. S. Lull.)
g) Protohippus pernix. — Arikaree (Untermiozän). — (Nach R. S. Lull.)

Hypohippus ist jünger als Neohipparion und Protohippus und gehört einem Seitenast an, der von Mesohippus abgezweigt ist. Diese Stufenreihe repräsentiert daher nicht die Ahnenreihe der nordamerikanischen Pferde. (Zusammengestellt von O. Abel, 1912.)

Lage bei (Fig. 93); dann folgte auch der Mittelfuß, wobei aber noch die Phalangen dem Boden aufruhten, bis endlich Fuß und Hand nur mehr mit den Spitzen der Finger und Zehen den Boden berührten (Fig. 94), wie dies beim Pferd oder beim Reh der Fall ist.

Die in den verschiedenen Schichten der Tertiärablagerungen aufbewahrten historischen Dokumente über die Geschichte der Huftiere setzen uns in die Lage, diese Entwicklungsstufen von den Sohlengängern oder »plantigraden« Tieren bis zu den Fingerspitzengängern oder »digitigraden« Tieren Schritt für Schritt zu verfolgen, und zwar ist eines der bekanntesten Beispiele die Geschichte der Pferdehand, welche namentlich durch die wertvollen Funde aus dem Tertiär Nordamerikas von seltener Vollständigkeit ist.

Ursprünglich war die Pferdehand fünffingerig; schon bei den ältesten Pferden scheint dagegen die Großzehe nicht mehr in Funktion gestanden zu sein, wie denn überhaupt der Hinterfuß als Hauptträger des Körpers dem Vorderfuß stets in der Entwicklung vorauseilt. Dies ist dadurch bedingt, daß den Hintergliedmaßen die Hauptaufgabe bei der Fortbewegung des Körpers zufällt. Bei diesen ältesten Pferden waren auch die Gelenke zwischen den Mittelhandknochen und den Phalangen noch einfache, halbzylindrische Rollen.

Infolge des häufig geübten Laufens ging der Hauptdruck der Gliedmaße immer mehr auf die drei mittleren Finger (auf den zweiten, dritten und vierten) über, während zunächst der Daumen beim Laufen nicht mehr mit dem Boden in Berührung kam, seine Bedeutung verlor und schon bei Eohippus pernix im Wasatch nur mehr als dünner Griffel vorhanden war (Fig. 94).

Schon bei den mitteleozänen Pferden ist, wie das Handskelett von Orohippus agilis aus den Bridger Beds zeigt, der Daumen gänzlich verloren gegangen und der fünfte Finger stark reduziert. Im Oligozän (White River Beds) ist bei Mesohippus celer auch der fünfte Finger nur noch in Form eines kurzen Griffelbeins, dem letzten Rest des fünften Mittelhandknochens erhalten, und auch dieser schrumpft bei Miohippus aus den untermiozänen John Day-Beds zu einem unscheinbaren Rest zusammen, um bei dem obermiozänen Hypohippus equinus ganz zu verschwinden.

Gleichzeitig sind auch die beiden dem Mittelfinger anliegenden Seitenfinger (zweiter und vierter) immer schwächer geworden. Sie berühren bei Hypohippus equinus den Boden gerade noch, ohne aber irgendwie als Mitträger der Gliedmaße in Betracht zu kommen. Sie verfallen daher einer immer weiter fortschreitenden Verkümmerung, berühren bei dem untermiozänen Neohipparion Whitneyi aus der Arikaree-Formation Nordamerikas den Boden nicht mehr und sind endlich bei den lebenden Pferden nur noch als dünne,

der Hinterseite des dritten Mittelhandknochens dicht anliegende Griffelbeine erhalten, die im vorgerückten Alter mit dem dritten Metapodium verschmelzen. Sie nehmen aber auch beim lebenden Pferde noch an der Gelenkung mit der Handwurzel teil.

Dieser in allen Abschnitten klar zu erfolgende Entwicklungsprozeß hat sich übrigens auch in einer anderen Huftiergruppe in auffallend ähnlicher Weise abgespielt, nämlich in der Familie der südamerikanischen Proterotheriden (Fig. 96 und 99), die mit der Familie der Pferde nicht näher verwandt sind. Freilich sind auch sie dem gemeinsamen Ausgangsstamme der Huftiere, den Protungulaten entsprossen, aber während sich die Entwicklung der Pferde in Europa, Asien und Nordamerika abspielte, entwickelten sich die Nachkommen der im Untereozän nach Südamerika eingewanderten Protungulaten völlig unabhängig.

Im Stamme der Rhinocerotiden oder Nashörner hat die Spezialisation des Fußskelettes eine sehr geringe Höhe erreicht, wenn wir sie mit den Pferden vergleichen. Hand und Fuß sind dreizehig geblieben, und zwar funktionieren die beiden Seitenzehen als vollwertige Mitträger der Körperlast, wenn auch die mittlere Zehe stärker ist als die beiden ihr dicht anliegenden (Fig. 93).

Es ist sehr merkwürdig, daß die weitaus größte Mehrzahl der Huftiere von mesaxonischen »Unpaarhufern« gebildet wird und daß nur ein Stamm der Huftiere paraxonischen Gliedmaßenbau zeigt, nämlich die »Paarhufer«.

Wenn wir uns daran erinnern, daß ein Teil der Carnivoren mesaxonischen, ein anderer Teil paraxonischen Gliedmaßenbau zeigt, und daß nach einer einmal eingetretenen Spaltung in mesaxonische und paraxonische Stämme dieser Gliedmaßenbau innerhalb eines Stammes beibehalten wird, so muß die Vermutung auftauchen, ob nicht die Ahnen der Paarhufer von einer anderen Gruppe der Carnivoren gebildet werden als die Ahnen der Unpaarhufer. Mehr als wie eine Vermutung können wir jedoch in dieser Frage heute noch nicht äußern, da wir nur in den Mioclaeniden unter den Protungulaten Formen gefunden haben, deren Gebiß durch die Halbmondform der unteren Molarenhöcker an die Paarhufer erinnert und wir nichts von den Gliedmaßen dieser Formen kennen.

Eine sehr eigentümliche Spezialisation haben Hand und Fuß der Rüsseltiere erfahren. Der Elefant besitzt noch heute den Daumen und die Großzehe; die Endphalange des Daumens fehlt

mitunter, während die der übrigen Finger rudimentär sind. Im Hinterfuße, der übrigens an Größe dem Vorderfuß nachsteht,

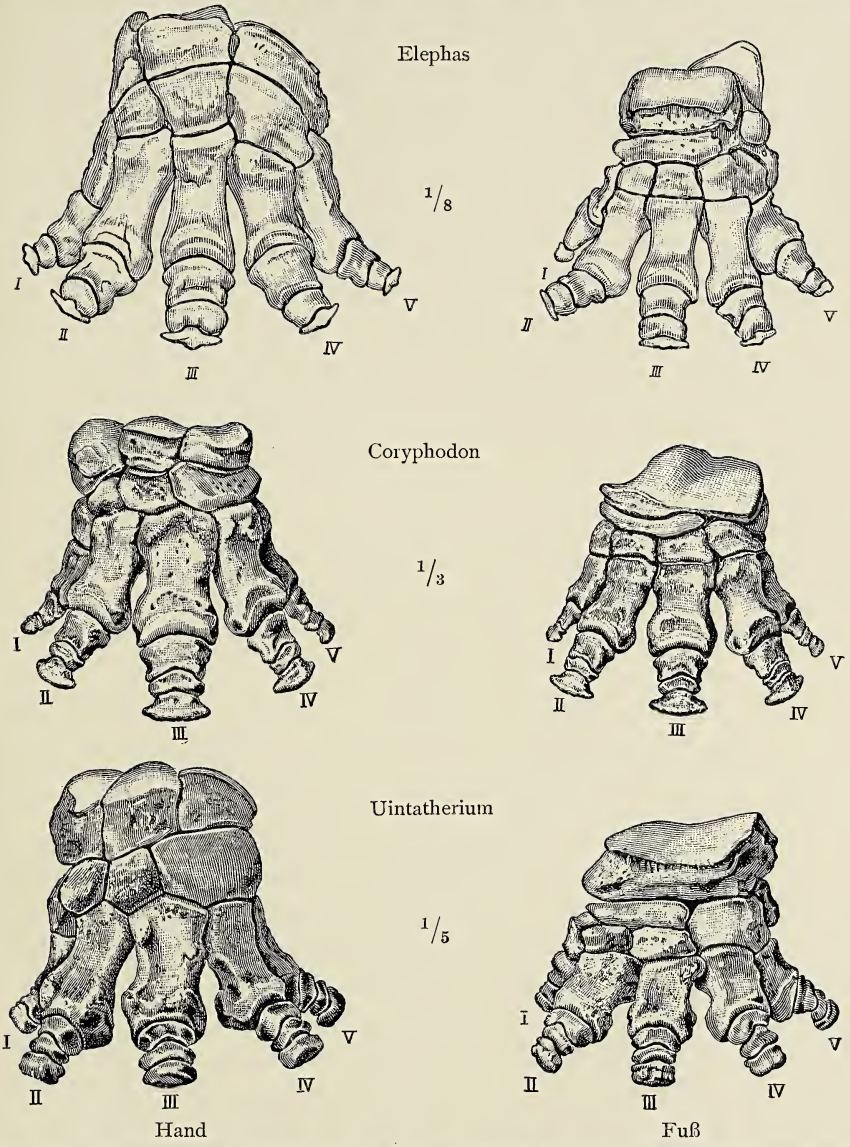


Fig. 95. Vergleich von Hand und Fuß bei Elephas, Coryphodon (Untereozän) und Uintatherium (Mittel- und Obereozän). (Nach O. C. Marsh.)

verliert die Großzehe zuweilen die Endphalange, während die übrigen Zehen ebensolche rudimentäre Phalangen wie die vier äußeren Finger der Hand tragen. Diese eigentümliche Spezia-

lisation ist dadurch bedingt, daß die Gliedmaßen des Elefanten nicht auf den Fingern und Zehen, sondern auf einem elastischen Polster aus Bindegewebe aufruhen und der Gliedmaßendruck daher nicht durch die Finger- und Zehenenden läuft, sondern sich von den Enden der Mittelhandknochen aus scheinbar gleichmäßig auf das Sohlenkissen verteilt. Denselben Gliedmaßenbau wie die Elefanten zeigen auch die ausgestorbenen Amblypoden, bei denen sogar die Endphalangen dieselben Formen aufweisen, so daß wir annehmen müssen, daß auch diese gewaltigen und plumpen Huftiere der Eozänzeit auf Sohlenpolstern gingen wie die Elefanten. Auch bei den Amblypoden, z. B. bei Coryphodon hamatum aus den untereozänen Wasatch Beds Nordamerikas war, wie bei den Elefanten, die Hand stärker als der Fuß, ein Beweis dafür, daß die Arme bei diesen beiden Gruppen viel mehr als Träger der Körperlast in Anspruch genommen sind als dies bei irgendeiner anderen Gruppe der Säugetiere der Fall ist (Fig. 95).

Bei einigen Amblypoden ist eine sehr merkwürdige Rückkehr zur Plantigradie beobachtet worden, indem Formen, deren nächste Verwandte mit schräge gestellten Zehen gingen, wieder ihren Fuß mit voller Sohlenfläche dem Boden aufsetzen. Eine analoge Erscheinung zeigt das merkwürdige Huftier Nesodon Sullivani aus dem Miozän vom Rio Coylet in Patagonien (Santa-Cruz-Beds), bei welchem die Rückkehr zum Sohlengang erst dann eintrat, als infolge digitigrader Lebensweise die Seitenzehen (erste und fünfte) bereits gänzlich verschwunden waren.

Der fundamentale Unterschied zwischen paraxonischen und mesaxonischen Huftieren macht sich schon in einer frühen Zeit der Stammesgeschichte der Huftiere geltend. Es ist übrigens sehr wichtig, daß dieser Unterschied im Gliedmaßenbau der Huftiere von durchgreifenden Verschiedenheiten im Gebiß und vielen anderen Merkmalen begleitet wird.

Die Paarhufer haben sich in einzelnen Familien sehr rasch zu hoher Spezialisation des Gliedmaßenskelettes emporgeschwungen, während in anderen Stämmen, wie bei den Flußpferden und Schweinen, die Gliedmaßen auf relativ tiefer Stufe stehen geblieben sind. Den primitivsten Gliedmaßenbau treffen wir beim Flußpferde an.

In der Gegenwart treten uns somit Paarhufer mit sehr verschieden hoch spezialisierten Gliedmaßen entgegen; der Gegensatz zwischen dem Fußbau einer Gazelle und eines Flußpferdes ist

außerordentlich groß und durch die verschiedene Funktion der beiden Gliedmaßentypen bedingt.

In dem Maße, als sich aus den noch schwerfälligeren Sohlengängern der ältesten Tertiärzeit flüchtige Lauftiere entwickeln, treten ganz bestimmte Veränderungen der Gliedmaßen ein, die sich namentlich in folgenden Erscheinungen äußern:

1. Die Gliedmaßenabschnitte werden länger und zwar namentlich der Metapodialabschnitt (»Metapodien« nennt man sowohl die Mittelhandknochen als die Mittelfußknochen).

2. Die Hand- und Fußwurzel erhebt sich über den Boden, wobei die Finger und Zehen zu Trägern der Körperlast werden. Hierbei liegt das Unterende der Metapodien im Anfange noch dem Boden auf (»semidigitigrader« Typus), erhebt sich aber dann bei weiterer Aufrichtung und Steilstellung der Hand, bis endlich die Körperlast nur auf den Zehenspitzen ruht (z. B. bei den Pferden und Gazellen, »digitigrader« Typus).

3. Die Seitenzehen verlieren ihre Bedeutung als Mitträger der Körperlast und werden schließlich funktionslos, wobei gleichzeitig eine oder zwei Mittelzehen entsprechend verstärkt werden, die nunmehr allein die Körperlast tragen.

4. In den Fingergelenken bilden sich Laufkiele aus, die das seitliche Ausgleiten (Verknöcheln oder Verstauchen) der Fingergelenke verhindern. Diese Laufkiele treten in den verschiedensten Stämmen der Huftiere auf.

5. Die obere Gelenkrolle des Sprungbeins (Astragalus) vertieft sich, um dem Schienbein einen festeren Halt zu gewähren.

6. Die Hand- und Fußwurzelknochen werden in Bogenform über dem dritten und vierten Metapodium angeordnet, wodurch der Querschnitt der Hand- und Fußwurzel zuerst der Halbkreisform und zuletzt der Kreisform genähert wird.

7. Der Ellbogenknochen (Ulna) wird reduziert, legt sich mit seinem oberen Teile der Speiche (Radius) fest an und verschmilzt endlich mit ihr. Nur bei den Elefanten und Amblypoden ist die Ulna kräftiger als der Radius.

8. Ebenso wie die Ulna im Vorderarm, wird im Unterschenkel das Wadenbein (Fibula) reduziert.

9. Hand in Hand mit diesen Prozessen geht eine Verfestigung aller Gliedmaßengelenke, und ihre Bewegungsfreiheit wird mehr und mehr auf die zur mittleren Symmetrieebene des Körpers parallele Ebene eingeschränkt.

10. Bei den Paarhufern verschmelzen die beiden mittleren Metapodien zu einem Kanonenbeine.

11. Die rudimentär gewordenen, seitlichen Finger und Zehen werden aus der Gelenkverbindung mit der Hand und Fußwurzel allmählich hinausgeschoben und verdrängt. Diese Verdrängung wird durch das Dickenwachstum der mittleren Träger (drittes Metapodium oder drittes und viertes gemeinsam) bewirkt.

12. Die außer Dienst gestellten Seitenfinger und Seitenzehen werden, soweit sie überhaupt erhalten bleiben, zu Griffelbeinen reduziert. Jene Gattungen, bei welchen die Seitenzehenrudimente zu knopfförmigen Gebilden und nicht zu Griffeln verkümmerten, sind völlig erloschen.

Die Stammgruppe der Huftiere (Protungulata).

Der älteste und primitivste Stamm der Ungulaten, den wir in der »Ordnung« Protungulata zusammenfassen, geht ohne Zweifel auf Insectivoren ähnliche Raubtiere der obersten Kreide zurück. Wenn wir die verschiedenen Familien der Mioclaenidae, Periptychidae, Pantolambdidae, Phenacodontidae, Meniscotheriidae, Pleuraspidotheriidae und Bunolitopternidae zusammenfassen und untereinander vergleichen, so sehen wir, daß zwar zwischen diesen verschiedenen Stämmen Gegensätze bestehen, daß sich aber alle zu einer systematischen Einheit zusammenschließen, während die nächstverwandten Amblypoda, die als die Nachkommen des Pantolambdidae betrachtet werden (E. D. Cope, 1884; Max Schlosser, 1911), schon einen höher spezialisierten Seitenzweig darstellen. Die Meinungen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Protungulatenfamilien untereinander und zu den Amblypoden sind außerordentlich divergent, und daraus erklärt sich auch, daß noch keine Einigkeit in der systematischen Anordnung dieser Familien erzielt worden ist.

Aus diesem Grunde wird es auch zweckmäßig sein, von der Teilung der fünf genannten Familien in zwei oder mehr Gruppen, wie in die Taligrada und Condylarthra, so lange abzusehen, bis die phylogenetischen Beziehungen besser geklärt sind, als dies heute der Fall ist, daher wollen wir die sechs Familien unter dem Sammelbegriff der Protungulata vereinigen.

Die Schwierigkeit der Klassifikation dieser primitiven Ungulatenfamilien ist darin begründet, daß die Gegensätze unter ihren

Angehörigen noch nicht sehr scharf ausgeprägt sind und daß es darum außerordentlich schwer ist, die richtigen Anschlüsse an die jüngeren Stämme zu ermitteln. Mit allem Nachdrucke ist aber zu betonen, daß die »Ordnung« der Protungulata keineswegs anderen Ordnungen der Ungulaten (beispielsweise der »Ordnung« der Perissodactyla, Proboscidea, Artiodactyla usw.) gleichwertig ist. Die geschlossenen Hauptordnungen der Huftiere sind in chronologischer und phylogenetischer Hinsicht vertikal abgegrenzt, ebenso wie die einzelnen »Familien«. Diese verschiedenen »Familien« der ältesten Huftiere, die notgedrungen zu einer systematischen Einheit vereinigt werden müssen, stellen dagegen eine horizontal abgegrenzte Stammgruppe dar, aus der sich z. B. die Amblypoden, Litopterna, Perissodactylen und vielleicht auch die Artiodactylen entwickelt haben. Dieser Gegensatz des systematischen Wertes der einzelnen Ungulatengruppen kann nicht scharf genug betont werden, um falsche Vorstellungen zu vermeiden.

Die meisten Vertreter dieser Protungulaten sind im untersten Eozän der Vereinigten Staaten entdeckt worden (Puerco, Torrejon, Wasatch). Die größten Gegensätze in der Beurteilung der systematischen Stellung der Mioclaenidae, die von Matthew (als Hyopsodontidae) den Insectivoren eingereiht werden, während sie Schlosser (1911) mit Betonung der Spezialisation der Prämolaren in die Condylarthra eingereiht. Die Pantolambdidae wurden schon von Cope (1884) mit den Amblypoda vereinigt; die Meniscotheriidae wären als Ahnen der Chalicotheriidae nach demselben Prinzip gleichfalls loszulösen. Am besten ist eine Nebeneinanderstellung der »generalisierten« Protungulaten in eine Einheit, wie dies auch bei den Creodonta von Matthew durchgeführt wurde.

Die gemeinsamen Merkmale der Protungulata bestehen in dem sehr primitiv gebauten und an Creodontier erinnernden Schädel mit langem Scheitelkamm und fast horizontalem Profil, kleinem Gehirn und vollständigem Gebiß, das 44 Zähne $\left(\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}\right)$ umfaßt. Die Backenzähne besitzen ursprünglich denselben trituberkulären Bau der oberen Molaren, wie er den ältesten Raubtieren eigentümlich ist, während die unteren Molaren trituberkulärsektorial gebaut sind. Später werden bei den Protungulaten die Molaren vierhöckerig und zwar geschieht dies durch Hinzutreten eines Hypocons; dann werden sie sechshöckerig. Die Prämolaren sind

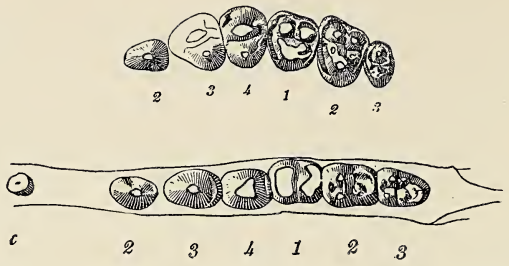


Fig. 96. Oben: obere Backenzähne; unten: untere Backenzähne von Mioclaenus turgidus aus den Torrejon-Beds. Natürl. Größe. (Nach H. F. Osborn und Ch. Earle.)

ursprünglich sehr einfach gebaut und die vorderen Zähne, also die Schneide- und Eckzähne, raubtierartig.

Die Gliedmaßen sind fünffingerig und fünfzehig, entweder plantigrad oder »semiplantigrad« bis »semidigitigrad«, d.h. die Hand- und Fußwurzel beginnt sich schon bei den Protungulaten aufzurichten, so daß Hand und Fuß eine steilere Stellung erhalten; Schlüsselbeine fehlen; die Knochen des Unterarmes und des Unterschenkels sind voneinander getrennt, und vor allem erweist sich das Wadenbein dadurch raubtierartig, daß es frei endet. Am Oberschenkelknochen tritt an der Außenseite ein Muskelansatz auf, der »Trochanter tertius«, der nur bei den Unpaarhufern (Pferden, Tapiren, Nashörnern, vgl. Fig. 97) noch heute erhalten ist, aber den Paarhufern seit den ältesten Zeiten fehlt. Der ganze Charakter des Fußbaues war creodontierähnlich, und überhaupt müssen die Tiere ein Aussehen wie kleine, omnivore, langschwänzige Raubtiere besessen haben, deren Größe zwischen der eines Marders und eines Tapirs variierte.

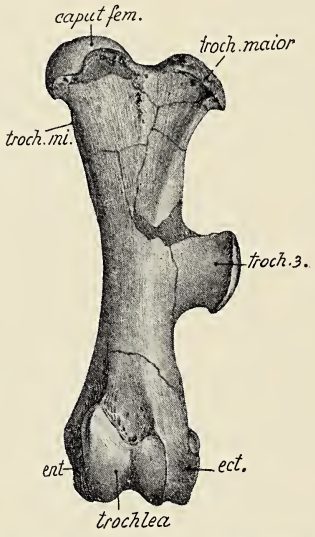


Fig. 97. Linker Oberschenkelknochen (Femur) eines Nashorns, von vorne gesehen. — Erklärung der Abkürzungen: caput fem. = Caput femoris (Kopf des Oberschenkels). troch. maior = Trochanter maior (großer od. äußerer Rollhügel). troch. mi. = Trochanter minor (kleiner od. innerer Rollhügel, hier nur als rauhe Leiste entwickelt). troch. 3. = Trochanter tertius. ent. = Condylus internus. ect. = Condylus externus. trochlea = untere Gelenkrolle des Oberschenkelknochens.

Die erste »Familie« Mioclaenidae der Protungulaten wird durch die Gattung Mioclaenus (Fig. 96) aus dem untersten Eozän Nordamerikas repräsentiert. Die oberen Molaren dieses Tieres, das etwa die Größe eines Fuchses erreichte, sind gerundet dreieckig, breiter als lang und ohne

zweiten Innenhöcker (Hypocon); die unteren Molaren besitzen vier halbmondförmige Höcker, die sich in ihrer Gesamtform an die unteren Molaren der Paarhufer anschließen, während die oberen Molaren ganz den Charakter von Molaren der Insektenfresser besitzen. Die Prämolaren unterscheiden sich von denen der Insektenfresser durch die langgestreckte Form, sind aber sonst einfach gebaut. Leider ist das Skelett noch unbekannt.

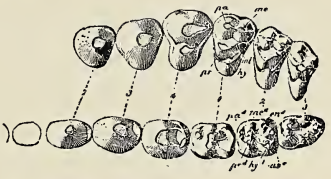


Fig. 98. Obere Backenzähne (obere Reihe) und untere Backenzähne (untere Reihe) von Conacodon entoconum aus dem Puerco. Natürliche Größe. (Nach H. F. Osborn.)

Den Mioclaeniden schließt sich eine zweite Gruppe an, die nach der bezeichnenden Gattung Periptychus aus den Puerco-Beds den Namen Periptychidae erhalten hat. Die oberen Molaren sind raubtierähnlich, meist dreihöckerig und nur selten (durch Hinzutritt des Hypocons an der hinteren Innenecke) vierhöckerig. Die einspitzigen Prämolaren sind auffallend groß. Die obere Gelenkfläche des Sprungbeins, mit der dasselbe an das Schienbein grenzt, ist stark gewölbt und in der Mitte vertieft, wodurch diese Gruppe in verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Amblypoden zu stehen scheint; ebenso ist der Bau der übrigen Fußwurzelknochen auffallend amblypodenähnlich. Da jedoch die Molaren bunodont sind, so besteht nach Max Schlosser zwischen Periptychiden und Amblypoden ein Gegensatz.

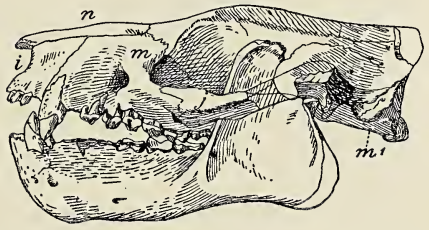


Fig. 99. Schädel von Pantolambda bathmodon aus dem Torrejon von Neumexiko. $^1/_3$ natürlicher Größe. (Nach H. F. Osborn).

Außer Periptychus sind als die wichtigsten Gattungen das gleichalterige Conacodon aus Neumexiko, ferner Ectoconus und Haploconus zu nennen.

Die Familie der Pantolambdidae schließt sich den Periptychiden an. Sie ist die Stammgruppe der Amblypoden. Die Schneidezähne und Eckzähne sind raubtierartig, die Molaren besitzen einen dreieckigen Umriß und tragen außer 3 Haupthöckern noch 2 Nebenhöcker; die Haupthöcker sind V-förmig und besitzen somit den Charakter der Molaren der älteren Coryphodontiden, einer Gruppe der Amblypoden. Die unteren Molaren bestehen aus

einem hohen Trigonid und niedrigem Talonid; die Prämolaren sind einfach gebaut.

Die Gattung Pantolambda aus dem Torrejon von Neumexiko besaß einen langen Schwanz, eine fünffingerige Hand und fünfzehigen Fuß, einen Oberschenkelknochen mit drittem Trochanter und einen wie bei Periptychus und den Amblypoden gebauten Astragalus. Es sprechen alle Merkmale dafür, daß wir in dieser Gruppe die Ahnen der Coryphodontiden und Dinoceratiden zu suchen haben. (Fig. 101 zeigt den primitiven Bau von Hand und Fuß bei Pantolambda bathmodon.)

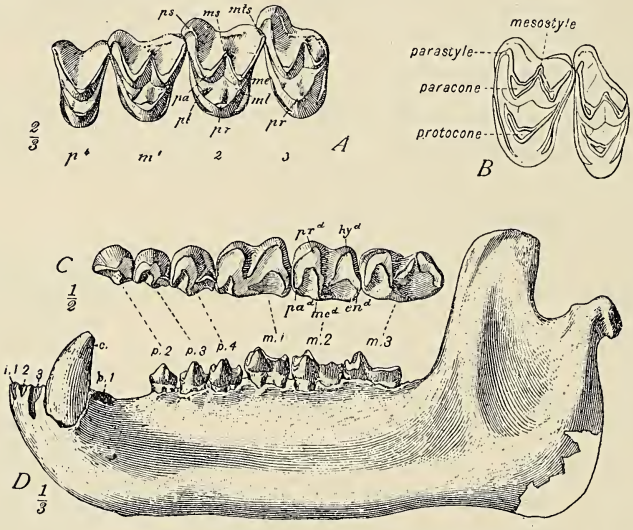


Fig. 100. Pantolambda cavirictus, Torrejonformation. A: obere $\underline{P4}\,\underline{M1}\,M2\,\underline{M3}$. $^2/_3$ natürlicher Größe. B: Schema von $\underline{M2}\,\underline{M3}$. C: untere Backenzähne. $^1/_2$ natürlicher Größe. D: Unterkiefer. $^1/_3$ natürlicher Größe. (Nach H. F. Osborn.)

Die Familie der Phenacodontidae trägt ihren Namen nach dem ungefähr kalbgroßen Phenacodus aus den untereozänen Wasatch-Beds in Nordamerika. Phenacodus ist die am vollständigsten bekannte Protungulatengattung und schon aus diesem Grunde von großer Wichtigkeit. Ihre Bedeutung wächst aber dadurch, daß alle Merkmale der Vertreter dieser Gruppe dafür sprechen, daß in ihr die Wurzel der Stämme der Equiden, Rhinocerotiden und Titanotheriiden zu suchen ist.

Der Schädel von Phenacodus ist im ganzen hundeähnlich; das vollständige Gebiß $\left(\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}\right)$ enthält viereckige obere Molaren, die also weiter in der Spezialisation vorgeschritten sind

als die noch dreieckigen von Pantolambda, Periptychus und Mioclaenus. Durch Hinzutreten des Hypocons ist die Höckerzahl in den oberen Molaren von Phenacodus bereits auf sechs gestiegen.

Die unteren Molaren sind bei Phenacodus und der verwandten Gattung Tetraclaenodon gleichfalls sechshöckerig, indem sich an das dreispitzige Trigonid ein ebenfalls dreispitziges Talonid anschließt. Die vorderen Prämolaren sind sehr einfach gestaltet, der vierte obere Prämolar ist trituberkulär und fast wie ein Molar gebaut (»molariform«), aber der Hypocon ist noch nicht ausgebildet. Der Schwanz war sehr lang, und die Gliedmaßen besitzen noch unverkennbare Überreste der früheren größeren Bewegungsfreiheit der Finger und Zehen, wovon schon früher (p. 133) die Rede war.

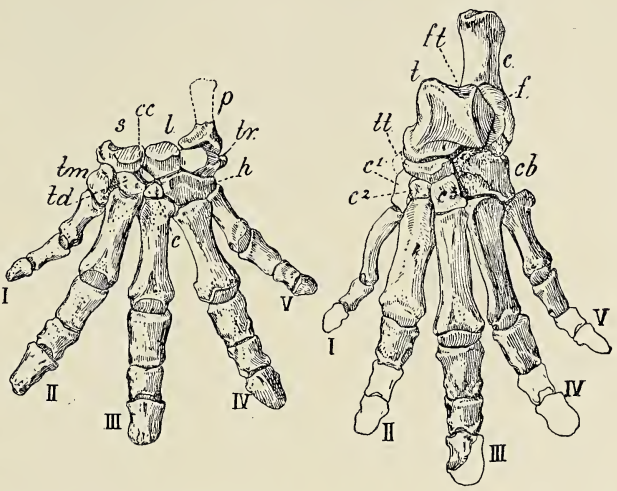


Fig. 101. A linke Hand, B linker Fuß von Pantolambda bathmodon aus dem Torrejon von Neumexiko in $^1/_2$ natürlicher Größe. (Nach H. F. Osborn.)

Die Ziffern I—V bezeichnen die Reihenfolge der Finger und Zehen.

Hand: p = Erbsenbein (Pisiforme); tr = Ulnare; l = Intermedium; s = Radiale; cc = Centrale; tm = Carpale I; td = Carpale II; c = Carpale III; h = Unciforme.

Fuß: ft = Foramen des Sprungbeins; f = Gelenkfläche für das Wadenbein; c = Fersenbein (Calcaneus; t = Sprungbein (Astragalus oder Talus); cb = Würfelbein (Cuboideum); tt = Tibiale tarsi; c_1, c_2, c_3 = Cuneiforme I—III.

Von den Periptychiden sind die Phenacodontiden durch einen längeren Hals des Sprungbeins und eine fester gefügte Fußwurzel unterschieden.

Während die Gattung Phenacodus aus den untereozänen Wasatch-Beds noch einen raubtierartigen Gesamteindruck macht, war die ältere Gattung Tetraclaenodon aus den Torrejon-Beds eine schlankbeinige Form, die auffallend an die ältesten Pferde (Hyracotherium) erinnert. Wahrscheinlich ist entweder diese

Gattung selbst oder eine Tetraclaenodon sehr nahestehende Form der Ahne der früher genannten Unpaarhuferstämme.

Eine weitere Gruppe der Protungulaten wird durch die Meniscotheriidae repräsentiert, welche mit der Gattung Menis-

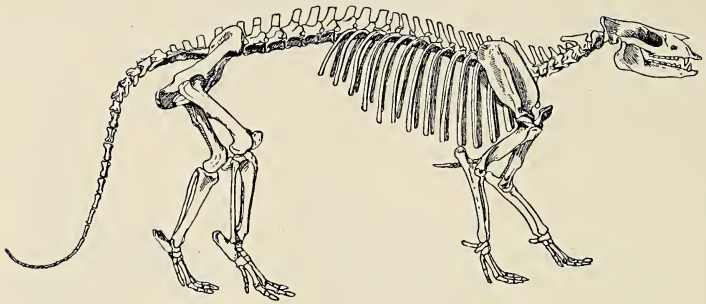


Fig. 102. Rekonstruktion des Skelettes von Phenacodus primaevus. In $^1/_{18}$ natürlicher Größe. (Nach H. F. Osborn.)

cotherium (Fig. 104) aus den untereozänen Wasatch-Beds höchstwahrscheinlich den Ausgangspunkt für die Familie der Chalicotheriiden bildet. Die oberen Molaren der lückenlosen Zahnreihe besitzen eine W-förmige Außenwand und gleichen darin durchaus den Chalicotheriiden. Auch die unteren Molaren zeigen in der Halbmondform der Außenhöcker durchaus denselben Bau wie jene der Chalicotheriiden. Die hinteren Prämolaren sind trituberkulär; der Schwanz war lang.

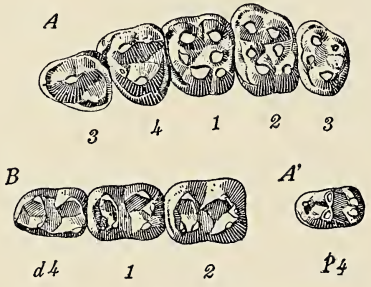


Fig. 103. Obere Backenzähne (obere Reihe) und untere Backenzähne (untere Reihe) von Tetraclaenodon puercense aus dem Torrejon. Natürliche Größe. (Nach H. F. Osborn und Ch. Earle.)

Die Familie der Pleuraspidotheriidae besitzt ein vollständiges Gebiß, dessen Schneidezähne, Eckzähne und Prämolaren kegelförmig gestaltet sind. Vor und hinter dem zweiten Prämolaren ist die Zahnreihe durch eine Lücke (»Diastema«) unterbrochen. Die oberen Backenzähne waren quadratisch und tragen fünf Höcker; der hintere Innenhöcker scheint aus dem Metaconulus hervorgegangen zu sein, aber nicht aus dem Basalband, wie sonst der Hypocon. Die unteren Molaren tragen vier hohe, kegel-

förmige Höcker, die sehr langgestreckt sind und einen großen unpaarigen Vorderhöcker besitzen.

Pleuraspidotherium aus dem untersten Eozän von Reims in Frankreich scheint in der Phylogenie der Huftiere eine sehr wichtige Rolle zu spielen, die aber noch nicht genügend aufgeklärt ist.

Die letzte Familie der Protungulaten sind die Bunolitopternidae. Die oberen Molaren tragen sechs Höcker, unter denen ein Hypocon entwickelt ist; mitunter treten auch sekundäre Nebenhöcker auf. Die unteren Molaren besitzen neben zwei V-förmigen Außenhöckern zwei kegelförmige Innenhöcker.

Die Familie ist nur aus dem Eozän und Oligozän Patagoniens bekannt und bildet einen Teil der Einwanderer, die in früher Eozänzeit aus Nordamerika in Südamerika eindrangen. Jedenfalls gehen die Litopterna auf Bunolitopterniden zurück. Einige Gattungen scheinen zu den Macraucheniiden hinüberzuführen, z. B. Lambdaconus; andere Gattungen, z. B. Notoprotogonia, weisen unverkennbare Beziehungen zu den Proterotheriiden auf; andere endlich sind gänzlich erloschen. Am besten bekannt ist Didolodus; die übrigen Gattungen sind nur aus sehr dürftigen Überresten bekannt, und die Feststellung verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen den Bunolitopterniden und anderen Huftierstämmen beruht ausschließlich auf Vergleichen der Gebißmerkmale.

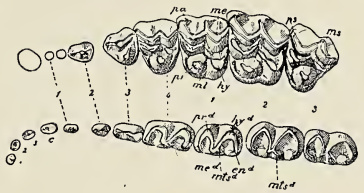


Fig. 104. Obere und untere Backenzähne von Meniscotherium terrae-rubrae aus dem Wasatch. Natürliche Größe. (Nach H. F. Osborn.)

Die vorzeitlichen Paarhufer.

In früherer Zeit wurden die »Paarhufer« und »Unpaarhufer« in der Regel als Einheit (»Ungulata vera«) den übrigen Huftieren gegenübergestellt. Die paläontologischen Forschungen führten jedoch zur Erkenntnis, daß die Artiodactylen und Perissodactylen durch eine tiefe Kluft voneinander getrennt sind und daß die Artiodactylen wahrscheinlich von Creodontiern abstammen, welche die nächste Verwandtschaft mit der primitiven Gruppe der Mesonychiden besitzen, während

die Perissodactylen von den Phenacodontiden abgezweigt sind.

Die Gegensätze zwischen den beiden genannten Gruppen betreffen zunächst den Gliedmaßenbau. Schon bei den ältesten Perissodactylen (z. B. Eohippus) ist der dritte Finger viel länger als die übrigen (Fig. 94) und der zweite und vierte sind untereinander gleich lang; bei den ältesten Artiodactylen ist wohl auch der dritte Finger länger als der vierte, aber der zweite und fünfte Finger sind gleich lang. Im Baue des Fußes ist dieser Gegensatz noch schärfer ausgeprägt. Allmählich verschiebt sich jedoch dieses Längenverhältnis zwischen dem dritten und vierten Finger- und Zehenstrahl, indem der vierte an Länge zunimmt, um die Differenz zwischen dem dritten und vierten Strahl auszugleichen.

Unter den Creodontiern ist die ausgestorbene Gruppe der Pseudocreodi mesaxonisch, die Gruppe der Acreodi und Eucreodi paraxonisch. Die Acreodi haben, wie jetzt nach den Untersuchungen von W. D. Matthew feststeht, keinesfalls den Ausgangspunkt der lebenden Raubtierstämme gebildet; dagegen weisen verschiedene schwerwiegende Gründe darauf hin, daß wir den Ursprung der Artiodactylen in Creodontiern zu suchen haben, welche den Acreodi nahe stehen, und zwar müssen es Stammformen gewesen sein, welche zwischen den Mesonychiden unter den Creodontiern und den Mioclaeniden die Mitte halten. Die Stellung der Mioclaenidae ist noch unsicher; einige Forscher stellen die Mioclaeniden zu den Insectivoren, andere zu den Condylarthren. Die Unsicherheit in der Beurteilung der systematischen Stellung beruht auf dem primitiven Charakter dieser altertümlichen Typen. Jedenfalls zeigen die Vergleiche des Gliedmaßenbaues von Artiodactylen und Creodontiern, daß die Artiodactylen von paraxonischen und nicht von mesaxonischen Vorfahren abstammen. Der Artiodactylenschädel besitzt zahlreiche Merkmale, die mit dem Schädelbaue der älteren Creodontier übereinstimmen, worauf zuletzt W. K. Gregory (1910) hingewiesen hat.

Während die Perissodactylen dem Aussterben entgegengehen und den Höhepunkt ihrer Entwicklung im Miozän überschritten haben, stehen die Artiodactylen in der Gegenwart in voller Entfaltung und zwar sind es insbesondere die selenodonten Typen, welche durch ihren Formenreichtum die übrigen Gruppen überragen.

Das Gebiß der Artiodactylen umfaßte ursprünglich 44 Zähne $\left(\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}\right)$ und erfuhr im Laufe der Stammesgeschichte insofern eine Reduktion, als sich das Gebiß mehr und mehr der Aufgabe anpaßte, statt der saftigen, gemischten Pflanzennahrung eine hartstenglige, trockene zu zerkleinern. Den Höhepunkt dieser Anpassung haben die Wiederkäuer erreicht; sie sind in der Lage, größere Mengen von Pflanzennahrung abzureißen, nach flüchtigem Kauen zu verschlucken und erst später zu zermahlen, nachdem das Futter im Pansen eine Gärung und Aufweichung erfahren hat. Die schnellfüßigen Wiederkäuer sind durch diese Einrichtungen besser geschützt als jene Ungulaten, welche das Futter an Ort und Stelle zerkauen müssen; sie bedürfen kürzere Zeit zur Nahrungsaufnahme und entgehen somit leichter ihren Feinden als die nicht wiederkäuenden Ungulaten. Daß die Wiederkäuer in so imponierender Zahl über die übrigen Ungulaten der Gegenwart dominieren und daß von den nicht wiederkäuenden Ungulaten fast nur die großen Typen oder nur die schnellfüßigsten (Pferde) übriggeblieben sind, erklärt sich durch die natürliche Selektion der ruminanten Paarhufer, worauf zuerst W. Kowalevsky hingewiesen hat.

Bei dieser Art der Nahrungsaufnahme blieben dem Gebiß zwei Aufgaben übrig: Erstens die Nahrung rasch abzuschneiden oder auszuraufen und zweitens dieselbe zu zermahlen. Daher finden wir, daß die unteren Eckzähne die Form und Funktion der meißelförmigen Schneidezähne erhalten, während die für das Abraufen unwichtigeren oberen Schneidezähne schrittweise verloren gehen. Die Grasnahrung wird von der Zunge erfaßt und von den unteren Schneide- und Eckzähnen abgeschnitten.

Die Nahrung wird von den Backenzähnen durch horizontale Verschiebung des Unterkiefers und Oberkiefers zerrieben. Hierbei entsteht der selenodonte Molarentypus (vgl. oben). Stets ist der Bau der Prämolaren einfacher als jener der Molaren: auch dann, wenn die Molaren hypselodont geworden sind, bleiben die Prämolaren brachyodont. Durch die Verlängerung der Kiefer wird die ursprünglich geschlossene Zahnreihe im vorderen Prämolarenabschnitt auseinandergerissen. Selten bleiben die Eckzähne bei den Artiodactylen als Waffe erhalten (Dorcatherium, Hyaemoschus, Protoceras, Sus usf.).

Weitgehende Umformungen haben Hand und Fuß erlitten. Ursprünglich fünfzehig, haben die Gliedmaßen der Artiodactylen

schon frühzeitig den Daumen verloren (ein stummelförmiges Daumenmetacarpale ist nur bei Oreodontiden und Anthracotheriden beobachtet worden; bei Oreodon sind auch die Daumenphalangen erhalten).

Ursprünglich waren bei den Artiodactylen der zweite und fünfte Finger gleich lang, aber der dritte länger als der vierte (vgl. oben). Um die Entstehung der Paraxonie bei den Artiodactylen zu verstehen, dürfen wir nicht von den extrem spezialisierten lebenden Typen wie Giraffe, Kamel, Hirsch, Schaf ausgehen. Bei diesen Formen ist es durch völlige Verschmelzung der beiden mittleren Metapodien (III und IV) zur Bildung des sogenannten »Kanonenbeins« und damit eigentlich zu einer funktionellen Monodaktylie gekommen, da die Phalangen des III. und IV. Finger- oder Zehenstrahls nur Stützen des funktionell einheitlichen Kanonenbeins darstellen. Ganz anders hat dagegen der ursprüngliche Paarhuferfuß funktioniert. Der primitive Zustand ist unter den lebenden Paarhufern am reinsten bei den Bunodontia erhalten. Bei genauerer Betrachtung sehen wir, daß hier von einer gleichmäßigen Verteilung des Druckes auf die Strahlen III und IV keine Rede sein kann; der Hauptdruck geht ursprünglich auch bei den Artiodactylen durch die dritte Zehe, und die Hand- oder Fußachse schließt mit der Achse des Unterarms oder Unterschenkels einen stumpfen Winkel ein, der nach vorne und außen geöffnet ist. Infolge der ungleichen Länge des III. und IV. Metapodiums laufen beim Schweine die Achsen beider Metapodien nicht parallel, wie es zur Entstehung eines Kanonenbeins nötig wäre, sondern das vierte Metapodium ist mit seinem Unterende ein wenig nach innen verschoben, um die Längendifferenz zwischen dem III. und IV. Strahl auszugleichen. Auf diese Weise wird der fünfte Strahl bei dieser Gruppe von Paarhufern außer Funktion gesetzt, und dies führt bei Dicotyles zu seiner fast gänzlichen Reduktion im Fuße, während die zweite Zehe noch erhalten blieb. Bei einigen Anoplotheriden begegnen wir derselben Erscheinung; die Hand von Anoplotherium war funktionell zweizehig, aber der Fuß funktionell dreizehig (II, III, IV), wobei die zweite Zehe stark nach innen abstand. Bei Diplobune war nicht nur der Fuß, sondern auch die Hand funktionell dreizehig (Fig. 119) und zwar standen die zweiten Strahlen so stark nach innen ab, daß M. Schlosser das Vorhandensein von Schwimmhäuten annimmt, zumal auch der Schwanz nach seiner Auffassung

an das Schwimmen adaptiert war. Jedenfalls ist das Bild der Gliedmaßen von Diplobune sehr wesentlich von dem Fußtyp der selenodonten Paarhufer verschieden und stellt eine einseitige, extreme Spezialisation des ursprünglichen Gliedmaßenbaues der Artiodactylenahnen dar. Allgemein gilt für die Artiodactylen, daß der Fuß in der Spezialisation der Hand vorauseilt und somit die Hand stets das tiefere Evolutionsstadium repräsentiert.

In der Handwurzel (Carpus) sind dieselben Elemente wie bei den Perissodactylen vorhanden und zwar ist die untere (»distale«) Reihe derart verschoben, daß Unciforme und Magnum (C_3) mit je zwei Handwurzelknochen der oberen (»proximalen«) Reihe (Ulnare und Intermedium mit Unciforme, Intermedium und Radiale mit dem Magnum) in Verbindung treten. Im Laufe der Stammesgeschichte tritt eine Vereinigung der inneren Carpalia der distalen Reihe ein, das Trapezium (C_1) geht mitunter ganz verloren.

Bei vorgeschrittener Anpassung an schnelles Laufen tritt ebenso wie bei allen schnellfüßigen Ungulaten (z. B. Equus, Thoatherium) die Entwicklung von Laufkielen an den distalen Gelenkköpfen der Metapodien ein.

Werden die seitlichen Metapodien bei den selenodonten Artiodactylen rudimentär, so bleiben entweder nur die oberen Enden übrig (»plesiometacarpale Rudimente«) oder nur die unteren (»teleometacarpale Rudimente«).

Mitunter sind plesiometacarpale Rudimente vorhanden, aber die unteren Enden der Metapodien verloren gegangen, während die dazu gehörigen Phalangen erhalten sind und locker in der Haut stecken (»Afterzehen« der Hirsche). Ein Teil der Hirsche ist teleometacarpal (z. B. Reh, Rotspießhirsch, Elch, Ren), ein anderer plesiometacarpal (z. B. Axishirsch, Edelhirsch, Damhirsch).

Im Tarsus treten weitgehende Verschmelzungen ein. Bei den primitiven Formen sind alle Tarsalia getrennt, später verschmelzen Naviculare und Cuboid einerseits, Cuneiforme II und III anderseits und mitunter (z. B. Hyaemoschus, Tragulus) auch alle genannten Tarsalia zu einem einheitlichen Komplex, so daß nur Cuneiforme I allein frei bleibt. Der Tarsus wird also im Laufe der Phylogenie der selenodonten Paarhufer vereinfacht und die Bewegungsmöglichkeit des Fußes mehr und mehr auf eine einzige Bewegungsebene eingeschränkt — eine Folge der Anpassung an das Laufen. Damit steht die Veränderung der Astragalusgelenke in innigem Zusammenhang. Der Astragalus eines rezenten Artio-

dactylen ist von dem eines Unpaarhufers durch seine Form und das Vorhandensein zweier Gelenkrollen (oben und unten) statt nur einer (oben) sofort zu unterscheiden.

Die erste Unterordnung der Paarhufer (Hypoconifera) ist nur durch zwei Familien vertreten. Die Familie Dichobunidae ist aus Europa vom ältesten Eozän bis zum Oligozän, aus Nordamerika nur aus dem Obereozän bekannt; sie scheint also europäischen Ursprungs zu sein und nur während einer kurzen Zeit Auswanderer nach dem Westen entsandt zu haben. Die oberen

Fig. 105. Schädel von Elotherium Calkinsi aus dem oberen Abschnitte der Promerycochoeruszone (Oberer John Day) von Bridge Creek in Oregon. Schädellänge 61,6 cm. (Nach W. J. Sinclair.)

Molaren des vollständigen Gebisses besitzen einen wohlentwickelten Hypocon (Fig. 89), die unteren ein hohes Trigonid und ein niedriges Talonid. Die oberen Innenhöcker und unteren Außenhöcker der Molaren sind V-förmig, die übrigen kegelförmig. Die Gliedmaßen zeigen bereits Reduktionserscheinungen in den Seitenzehen, welche dünner sind als die beiden mittleren. Die wichtigste Gattung Dichobune ist aus dem Eozän und Oligozän Mitteleuropas bekannt.

Die zweite Familie der Hypoconifera, die Elotheriidae, ist im Gegensatz zu den Dichobunidae nordamerikanischen Ursprungs; sie lebte in Nordamerika vom Obereozän bis zum Miozän und scheint nur einmal und zwar im Oligozän, Auswanderer nach Europa geschickt zu haben. Die oberen Molaren besitzen einen gut entwickelten Hypocon, der aus dem Basalband hervorge-

gangen ist. In den unteren Molaren ist das Trigonid viel höher als das Talonid (vgl. Fig. 89). Die Gliedmaßen sind entweder vierzehig oder bereits auf zwei Zehen als Hauptträger reduziert.

Die wichtigste Gattung ist Elotherium (= Entelodon), das früher in die Verwandtschaft der Schweine gestellt wurde, bis man die selbständige Stellung dieser Gattung erkannte. Am auffallendsten (Fig. 105) sind die ungewöhnlich starken Muskelansätze am Unterrande des Unterkiefers (Fig. 105) und der sehr stark ver-

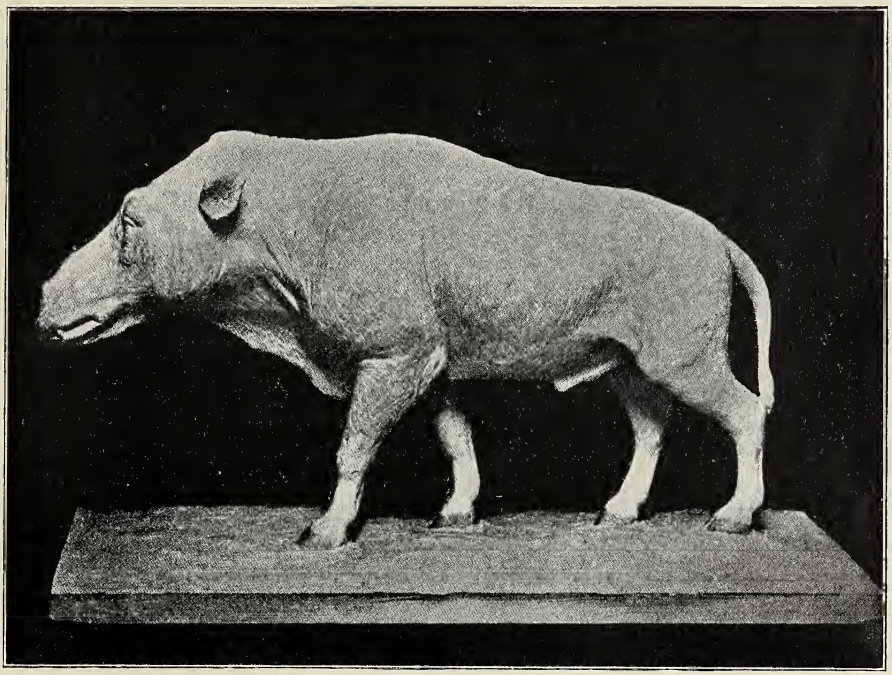


Fig. 106. Plastische Rekonstruktion des Elotheriiden Dinohyus Hollandi aus dem Oberoligozän (Harrison-Beds, Promerycochoeruszone) von Nebraska; ausgeführt von Th. A. Mills unter der Leitung von O. A. Peterson. (Nach H. F. Osborn.)

längerte, lappenartige Fortsatz des Jochbogens, der an die gleiche Erscheinung bei den südamerikanischen Xenarthren erinnert (S. 111). Die Schädelkapsel ist ungewöhnlich schmal, die Schläfengruben außerordentlich weit und die Jochbogen springen weit nach außen vor. Die meisten Reste von Elotherium sind im Oligozän und Untermiozän Nordamerikas entdeckt worden; in Europa hat man bisher nur wenige Reste im Oligozän Frankreichs gefunden. Die Rekonstruktion von Dinohyus (Fig. 106) gibt eine Vorstellung von dem Aussehen dieser Tiere.

Den Hypoconifera steht als zweite Unterordnung der Paarhufer die Gruppe der Caenotheriidae gegenüber, die nur aus Europa bekannt ist. Ihre Reste sind vom Obereozän bis zum Untermiozän in verschiedenen Schichten angetroffen worden; am häufigsten findet man Reste der kleinen Gattung Caenotherium, die das Aussehen eines Zwergmoschushirsches besessen haben mag, in den Phosphoriten des Quercy in Frankreich (Fig. 107). Aus dem Miozän Deutschlands liegen einige seltene Reste von Caenotherium vor.

Das wichtigste Kennzeichen des Gebisses der Caenotheriiden besteht in der Verschiebung des Protocons der Molaren in die hintere Zahnhälfte. Die Zahnreihe ist vollständig und die Zähne schließen dicht aneinander; nur im vorderen Teile des Prämolarenabschnittes stehen die Zähne etwas weiter voneinander ab. Der Zwischenkiefer senkt sich mit steilem Profil zur Schnauzenspitze herab und der Unterkiefer fällt durch seinen plumpen, massiven Bau auf.

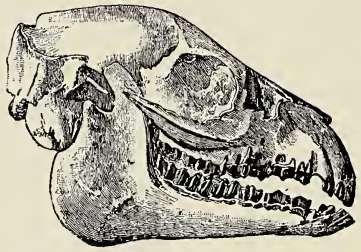


Fig. 107. Schädel von Caenotherium Filholi aus den Phosphoriten des Quercy. $^2/_3$ natürlicher Größe. Aus dem »Guide to the Fossil Mammals and Birds«, Brit. Mus. Nat. Hist., London.

Die beiden Unterordnungen der Hypoconifera und der Caenotheriidae haben keine große Rolle in der Geschichte der Paarhufer gespielt; erst die Unterordnung der Euartiodactyla, welche sämtliche lebenden Paarhufer einschließt, hat sich zu hoher Blüte entwickelt und einen Formenreichtum wie wenig andere Säugetierstämme entfaltet. Es ist der einzige Stamm unter den Ungulaten, welcher heute noch in voller Blüte steht, während alle anderen im Niedergange begriffen oder bereits erloschen sind.

Unter den Euartiodactyla lassen sich wieder drei Gruppen unterscheiden, die als »Superfamilien« bezeichnet werden und von denen jede mehrere Familien umfaßt. Diese drei Superfamilien sind die Neobunodontia, welche die Schweine und Flußpferde, ferner die Bunoselenodontia, welche die erloschenen Familien der Anthracotheriiden und Anoplotheriiden, und endlich die Selenodontia, welche das große Heer aller übrigen Paarhuferfamilien umfassen.

Wir wenden uns zunächst der Gruppe der Neobunodontia

zu. Die erste Familie dieser Gruppe bilden die Schweine (Suidae), die zuerst im Mitteleozän Europas auftreten, in Nordamerika aber erst im Oligozän auftauchen. Vom Beginne der Miozänzeit läßt sich ein stärkeres Aufblühen dieser Familie verfolgen.

Ursprünglich besaßen die Schweine ein lückenloses Gebiß, aber später trat eine Reduktion durch Verlust des oberen letzten Schneidezahns und des letzten oberen und unteren Prämolaren $\left(\frac{P^4}{P_4}\right)$ ein. Die Backenzähne besitzen seit jeher eine niedrige Krone (»brachyodonter« Typus) und ihre Krone besteht nicht aus Kämmen oder Jochen, sondern aus Höckern (»bunodonter« Typus). Ursprünglich war die Zahl dieser Backenzahnhöcker gering (»oligobunodonter« Typus), aber im Laufe der stammesgeschichtlichen Ent-

Fig. 108. Die Backenzähne des rezenten Phacochoerus (natürl. Größe). Der erste Molar (m_1) ist, da er von allen Backenzähnen am frühesten durchbricht, am stärksten abgekaut. Der letzte Molar ist hochgradig »polybunodont«. (Nach R. Owen.)

wicklung nahm die Zahl der Höcker immer mehr zu, indem sowohl in den Tälern zwischen den Höckern als am Hinterende der Zähne immer mehr neue Höcker entstanden (»polybunodonter« Typus). Der oligobunodonte Molarentypus wird z. B. noch durch den miozänen Palaeochoerus, der polybunodonte durch die lebende Gattung Phacochoerus repräsentiert (Fig. 108).

Die Lückenzähne sind bei den Schweinen immer einfacher als die Molaren gebaut; der kräftige Eckzahn bildet sich erst bei den jüngeren Gattungen und Arten zu einem »Hauer« aus, während bei manchen älteren Schweinen (z. B. bei Sus erymanthius aus dem Unterpliozän von Pikermi in Attika) gewaltige Knochenprotuberanzen über den oberen Eckzähnen die Waffen ersetzen.

Die Hand der Schweine war schon bei den ältesten Gattungen vierzehig, der Fuß mitunter dreizehig. Unter den lebenden Gattungen besitzt Dicotyles den am höchsten spezialisierten Gliedmaßenbau.

Eine der ältesten Gattungen der Schweine ist Cebochoerus aus dem Mittel- und Obereozän Europas. Der obere, dolchförmige

Eckzahn steht vertikal; die oberen Molaren sind viereckig und tragen in der vorderen der beiden Höckerreihen drei, in der hinteren zwei Höcker; der Unterkiefer ist im hinteren Abschnitte auffallend hoch.

Von besonderer Wichtigkeit ist die Tatsache, daß im Unterkiefer von Cebochoerus (Fig. 109) ganz wie bei den Wiederkäuern der Eckzahn in die Gruppe der Schneidezähne miteinbezogen ist, von denen er sich weder durch Form noch durch Größe unterscheidet; der hinter ihm stehende erste Prämolar hat dagegen sowohl in der Größe als in der Form die Rolle des Eckzahns übernommen und funktioniert als solcher. Daher kann Cebochoerus nicht der Ahne der jüngeren Suiden sein, da bei diesen der untere Eckzahn normal funktioniert. Ebenso muß auch Choeropotamus aus dem Obereozän von Frankreich und England aus der Ahnenreihe der jüngeren Schweine ausgeschaltet werden, da das untere Gebiß dieser Gattung ebenso wie bei Cebochoerus ausgebildet ist.

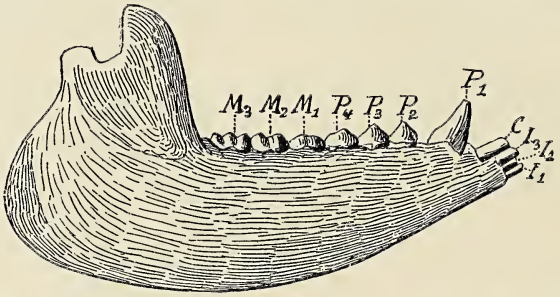


Fig. 109. Unterkiefer von Cebochoerus minor aus den Phosphoriten des Quercy. $^2/_3$ natürlicher Größe. (Nach H. G. Stehlin.)

Die Entstehung der jüngeren Schweine scheint sich außerhalb Europas vollzogen zu haben, da wir im Alttertiär Europas keine Formen gefunden haben, welche als Ahnen der jüngeren Suiden angesehen werden könnten; auch die Gattung Choeromorus aus dem Obereozän Europas ist kaum selbst als der Stammvater der jüngeren Suiden anzusehen, obwohl ihr Gebiß ursprünglich jenem von Choeromorus sehr ähnlich gewesen sein dürfte.

Die erste Gattung, die wir als eine Stammgattung der spättertiären und quartären Schweine ansehen können, ist Propalaeochoerus, die unvermittelt im Oligozän Europas auftritt und wahrscheinlich aus einem anderen Gebiet, vermutlich aus Asien, eingewandert ist. Aus ihr ging die miozäne Gattung Palaeochoerus hervor. Im Miozän Europas tritt die Gattung Hyotherium häufig auf, die im Unterpliozän Ostindiens ausstirbt. Listriodon aus dem Miozän Europas und Unterpliozän Indiens ist ein Suide mit mächtigen, dreikantigen,

gebogenen unteren Hauern; die oberen Eckzähne sind kurz, dick und nach oben gebogen. Die ersten Arten von Sus erscheinen im Unterpliozän Europas und Indiens und besitzen kleine, aber noch nicht zu großen Hauern entwickelte obere Eckzähne.

Fossile Flußpferde (Hippopotamidae) sind nur aus Afrika Ostindien, China, Madagaskar und Europa bekannt; ihre Herkunft ist noch nicht aufgeklärt.

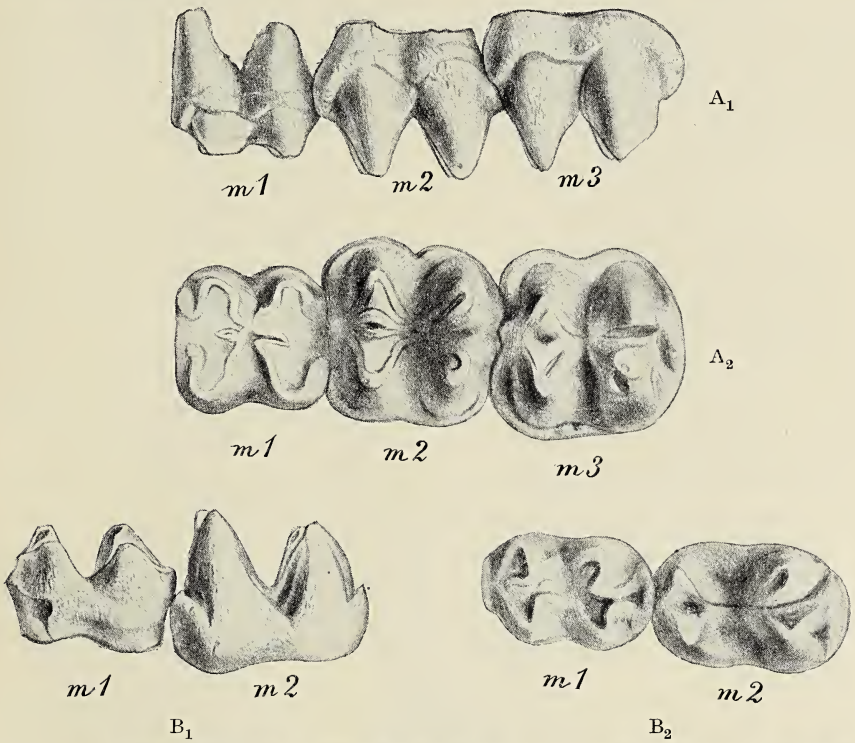


Fig. 110. Backenzähne eines Zwergflußpferdes, Hippopotamus minutus, aus dem Plistozän von Cypern, in natürlicher Größe. A_1 und A_2: die drei oberen Molaren (A_1 von der Seite gesehen, A_2 Kaufläche); B_1 und B_2: die beiden ersten unteren Molaren (B_1 von der Seite gesehen, B_2 Kaufläche). (Nach C. I. Forsyth Major.)

Die Spezialisation des Vordergebisses der Flußpferde spricht gegen eine Ableitung von Cebochoerus-artigen eozänen Suiden, obwohl dies Stehlin (1899, 1900, 1908) vertritt. Jedenfalls sind sie aus Suiden hervorgegangen. Da aber die ältesten Hippopotamiden erst aus dem Unterpliozän Indiens bekannt sind, so sind wir über die ältere Geschichte und Herkunft dieser Familie noch im unklaren.

Hexaprotodon ist eine erloschene Untergattung mit drei Schneidezähnen jederseits, während die aus ihr hervorgegangene lebende Untergattung Tetraprotodon (T. amphibium) nur noch zwei besitzt. In der Eiszeit war das Flußpferd in Europa bis nach England verbreitet. Zwergformen sind aus dem Plistozän von Sizilien, Malta, Cypern (Fig. 110), Kreta und Madagaskar bekannt; eine lebende Zwergform findet sich in Liberia.

Die zweite große Hauptgruppe der Paarhufer, die Bunoselenodontia, ist gänzlich erloschen; sie umfaßt die Familie der Anthracotheriidae, welche ihre Hauptverbreitung in Europa, Nordafrika und Südasien hatte, aber in Nordamerika nur vorübergehend im Oligozän erschien, sowie die Familie der Anoplotheriidae, die nur aus Europa bekannt ist.

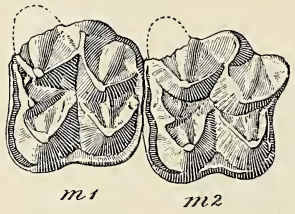


Fig. 111. Die beiden ersten oberen linken Molaren (M 1, M 2) von Anthracotherium karense aus dem Oberoligozän (Protoceras Beds) Nordamerikas. $^2/_3$ natürl. Größe. (Nach H. F. Osborn.)

Die Anthracotheriiden besaßen ein lückenloses Gebiß, dessen Schneide- und Eckzähne meist sehr kräftig ausgebildet waren. Die oberen Molaren tragen vier Haupthöcker und einen vorderen Zwischenhöcker (Protoconulus), die unteren Molaren sind vierhöckerig, die vorderen Prämolaren einspitzig.

In der Hand sind die Carpalknochen frei, und das Gleiche ist im Hinterfuße bei den Fußwurzelknochen und Metapodien der Fall; Hand und Fuß waren vierzehig. Mitunter findet sich ein kleines Rudiment des Daumens.

Die ältesten Anthracotheriiden treten im Mitteleozän Europas auf, erscheinen in Ägypten im unteren Oligozän (Bothriogenys, Fig. 116 B), vermehren sich im Oligozän rasch und erreichen im Oberoligozän (Aquitanienstufe) eine hohe Blüte; Anthracotherium magnum (Fig. 112) kann geradezu als »Leitfossil« für die aquitanischen Ablagerungen gelten und war überall häufig, wo sich sumpfige Gegenden ausbreiteten, die später zu Braunkohlenlagern wurden. Diese mächtigen Sumpfschweine scheinen sich am längsten in Ostindien erhalten zu haben, wo sie noch im Miozän lebten. Aus Nordamerika sind nur sehr vereinzelte Reste aus oligozänen Ablagerungen bekannt.

Anthracotherium ist im Oligozän Europas sehr häufig, in Amerika (White River) selten. Die jüngsten Arten (z. B. A. bug-

tiense) lebten im Oberoligozän und Miozän Ostindiens, wo Merycopotamus, Gelasmodon (Fig. 113), Microbunodon, Microselenodon, Brachyodus (Fig. 114 und 115), Merycops, Hyoboops, Ancodus,

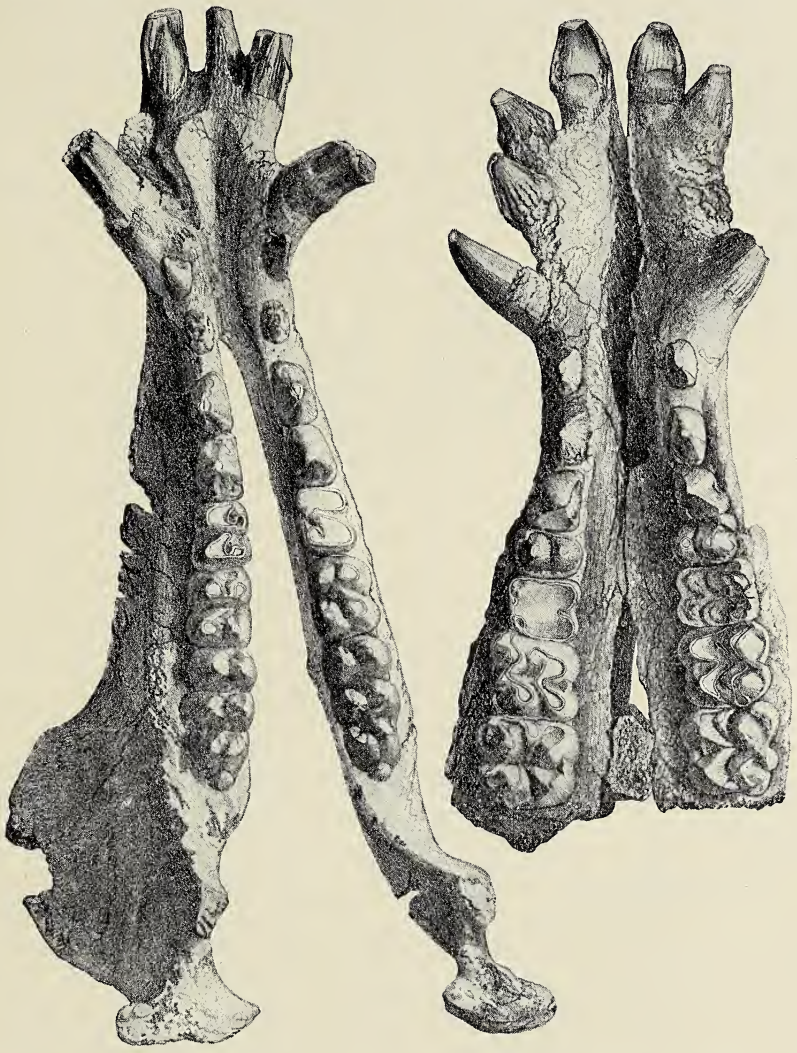


Fig. 112. Anthracotherium magnum aus dem oberoligozänen Ligniten von La Rochette bei Lausanne. $^1/_4$ der natürlichen Größe. (Nach W. Kowalevsky.)

Gonotelma, Telmatodon und Hemimeryx auftreten, die zum Teil durch bedeutende Körpergröße auffallen. Die größten Anthracotheriumarten erreichten Nashorngröße, die kleineren kaum die eines Schweines. Die oberen Molaren sind breiter als lang und besitzen

vier V-förmige oder kegelförmige Höcker. Das primitivste der europäischen Anthracotherien ist A. (Prominatherium) dalmatinum aus dem untersten Oligozän des Monte Promina in Dalmatien.

Brachyodus, mit Anthracotherium nahe verwandt, ist im Oberoligozän Europas und Nordamerika (Fig. 116 A), ferner im Miozän von Mitteleuropa, Ägypten und Ostindien gefunden worden. Im Oligozän von Ronzon (Haute Loire) ist die Gattung Ancodus (Fig. 116 C) häufig, die auch im Oligozän Ägyptens auftritt. Der Schädel ist lang, der Eckzahn schwach und durch eine große Lücke vom P^1 getrennt.

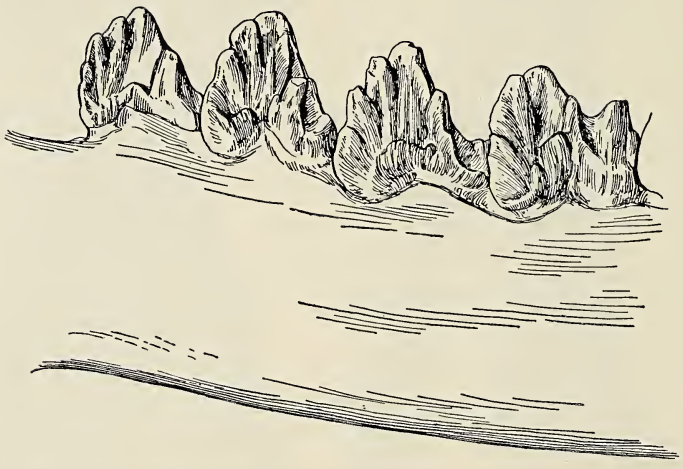


Fig. 113. Die vier Prämolaren des rechten Unterkieferastes von Gelasmodon gracile, von der Zungenseite gesehen. Oberoligozän von Baluchistan. $^3/_4$ natürlicher Größe. (Nach C. Forster-Cooper, 1913.)

Rhaghatherium aus den eozänen Bohnerzen Süddeutschlands und der Schweiz wird zu den Anthracotheriiden gestellt, ohne daß bis jetzt seine verwandtschaftlichen Beziehungen zu den jüngeren Gattungen aufgeklärt worden wären.

Die zweite Familie der Bunoselenodontia (die Anoplotheriidae), ist gleichfalls schon im Tertiär erloschen; sie ist nur aus dem Eozän und Oligozän Europas bekannt. Die am besten bekannte Gattung Anoplotherium von der Größe eines Tapirs wurde schon vor hundert Jahren von Cuvier genau beschrieben; sie wurde in den Gipsgruben des Montmartre entdeckt. Später fand man Anoplotheriidenreste auch in anderen Alttertiärablagerungen Mitteleuropas.

Die Zahnreihe (Fig. 118) ist bei allen Anoplotheriiden lückenlos, und die Zähne schließen dicht aneinander. Mitunter ist der erste obere Schneidezahn etwas größer als die übrigen und steht von ihnen getrennt; der Eckzahn ist in Form und Größe und sonach wohl auch in seiner Funktion von den angrenzenden Zähnen nur unbedeutend verschieden.

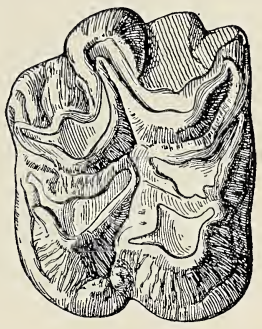


Fig. 114. Der dritte obere rechte Molar von Brachyodus Pilgrimi aus dem Oberoligozän von Baluchistan, von der Kaufläche gesehen, in $^3/_4$ natürl. Größe. (Nach C. Forster-Cooper, 1913.)

In den fünfhöckerigen oberen Molaren ist nur der Protocon kegelförmig, alle übrigen Höcker besitzen V-Form.

Außerordentlich merkwürdig sind die hinteren Gliedmaßen gebaut. Während wir unter den »Paarhufern« nur bei den Schweinen mitunter dreizehigen Hinterfüßen begegnen, sind bei den Anoplotheriiden die Hinterfüße regelmäßig dreizehig (Fig. 119) und zwar sind die Zehen stark gespreizt. Dies hat Max Schlosser zu der Ansicht geführt, daß die Zehen durch eine Schwimmhaut verbunden und daß die Tiere ausgesprochene Wasserbewohner waren, worauf auch der ungewöhnlich lange Schwanz hindeutet.

Die Hand war bei Anoplotherium zweifingerig (Fig. 117) und zwar waren der 3. und 4. Finger kräftig, während alle übrigen Finger hochgradig verkümmert waren; der Daumen fehlte ganz, und vom zweiten und fünften Finger sind nur unscheinbare Rudimente in Form von unregelmäßigen Knötchen erhalten, die zwischen den funktionellen Metapodien und die Handwurzel eingekeilt sind.

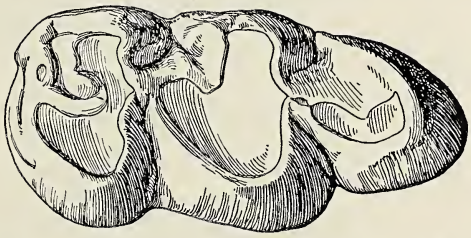


Fig. 115. Der letzte Unterkiefermolar von Brachyodus strategus aus dem Oberoligozän von Baluchistan, in $^3/_4$ natürl. Größe. (Nach C. Forster-Cooper, 1913.)

Diplobune aus dem Oligozän Mitteleuropas besaß dagegen, wie wohlerhaltene Reste aus den Bohnerzen vom Eselsberg bei Ulm zeigen (Fig. 119), eine Hand, die dreizehig und nach demselben Typus wie der Fuß gebaut war. Überhaupt kann es als allgemeine Regel betrachtet werden, daß Hand und Fuß bei den Huftieren immer

nach demselben Bauplane gebaut sind und daß beide entweder paraxonisch oder mesaxonisch sind. Von dieser Regel macht nur Anoplotherium eine auffallende Ausnahme; aus der stärkeren Aus-

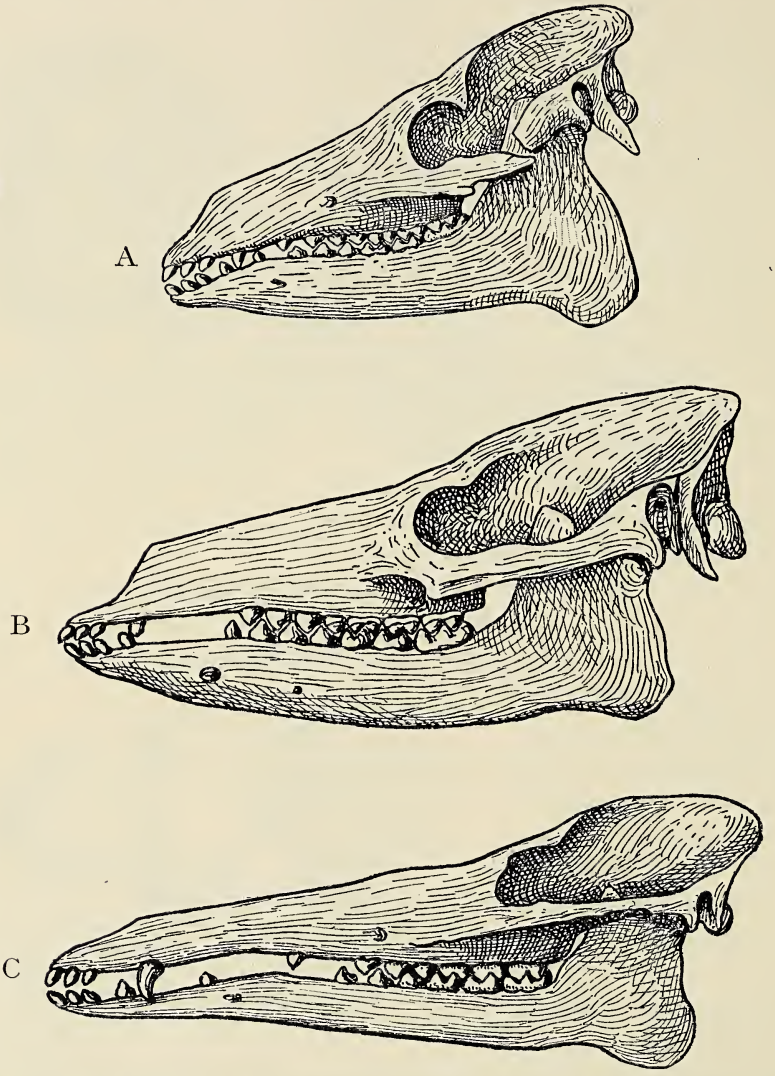


Fig. 116. A Schädel von Brachyodus brachyrhynchus aus dem oberen Oligozän Nordamerikas (Brule Clay, oberer Teil.) (Nach W. B. Scott.)

B Schädel von Bothriogenys Fraasi aus dem unteren Oligozän (fluviomarine Schichten) des Fayûm in Ägypten. (Nach M. Schmidt.)

C Schädel von Ancodus leptorhynchus aus dem Oligozän Frankreichs. (Nach H. Filhol.)

(Alle drei Schädel in $^1/_5$ der natürlichen Größe.)

bildung des Metacarpalrudiments des Zeigefingers (Fig. 117 mc_2) gegenüber dem Rudimente des fünften Mittelhandknochens (Fig. 117 mc_5) in der Hand von Anoplotherium läßt sich die Vermutung rechtfertigen, daß diese Gattung ursprünglich gleichfalls eine funktionell dreifingerige Hand wie Diplobune besaß. Jedenfalls gehört diese Gruppe der Anoplotheriiden infolge ihres sonderbaren Gliedmaßenbaues zu den merkwürdigsten fossilen Huftieren.

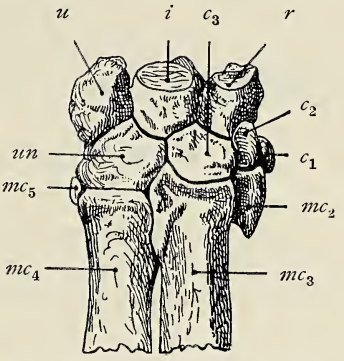


Fig. 117. Handwurzel von Anoplotherium. (Nach W. Kowalevsky.) u = Ulnare, i = Intermedium, r = Radiale, un = Unciforme, c_1 = Carpale I, c_2 = Carpale II; mc_{2-5} = Metacarpale II—V.

In diese Familie ist mit Rücksicht auf die übereinstimmende Beschaffenheit des Gebisses auch die kleine Gattung Mixtotherium (Fig. 120) aus den eozänen Phosphoriten und aus den Schweizer Bohnerzen einzureihen; das Tier erreichte etwa die Größe eines Fuchses, und sein Unterkiefer fällt durch den ungewöhnlich hohen, brüllaffenähnlichen Unterkiefer auf. Ein vereinzelter Molar aus dem Oligozän Ägyptens scheint darauf hinzuweisen, daß die Gattung auch in Afrika zur Oligozänzeit lebte.

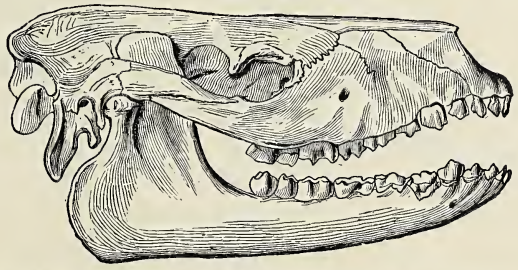


Fig. 118. Schädel von Anoplotherium commune aus den obereozänen Gipsen des Montmartre in Paris. $^1/_5$ natürl. Größe. (Nach H. M. D. de Blainville.)

Wir wenden uns nunmehr der Besprechung der vorzeitlichen Paarhufer zu, welche als Selenodontia oder »Halbmondzähner« eine geschlossene phyletische Einheit bilden, und zwar haben wir zunächst zwei gänzlich erloschene Gruppen (die Oreodontiden und Xiphodontiden) zu berücksichtigen.

Das Gebiß der Oreodontiden, welche sich auf zwei »Unterfamilien« verteilen (Agriochoerinae und Oreodontinae) war mit wenigen Ausnahmen (Agriochoerus, Leptauchenia) vollständig und meist geschlossen; selten sind Lücken im Eckzahnabschnitt zu beobachten wie bei Promerycochoerus.

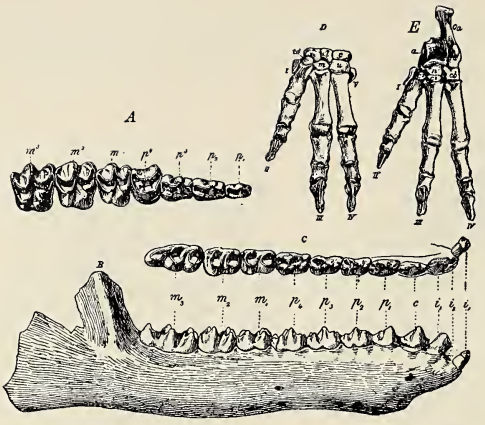


Fig. 119. Diplobune Quercyi aus den Bohnerzen von Eselsberg bei Ulm. A obere Backenzähne, B und C Unterkiefer und Unterkieferzähne, D Hand, E Fuß. A, B, C, in $^1/_3$, D und E in $^1/_8$ natürlicher Größe. (Nach K. A. von Zittel und M. Schlosser.)

Der untere erste Prämolar funktionierte als Eckzahn, da der Eckzahn selbst in die Gruppe der Schneidezähne einbezogen war (vgl. Fig. 123).

Die Unterarmknochen waren noch getrennt, alle Handwurzel- und Fußwurzelknochen und Metapodien frei. Die Gliedmaßen waren vierzehig; vom Daumen ist ein kümmerliches Rudiment erhalten. Die Oreodontiden sind nur aus Nordamerika bekannt, wo sie vom Obereozän bis zum Miozän lebten.

Die erste Gruppe oder Unterfamilie der Oreodontiden sind die Agriochoerinae. Das Gesamtbild dieser kleinen Tiere erinnert wie bei den Anoplotheriiden weniger an moderne Paarhufer als an Raubtiere; der Gliedmaßenbau ist jedoch im Gegensatz zu den Anoplotheriiden rein paraxonisch. Die Augenhöhle ist hinten offen, der Schwanz lang, der Oberarmknochen besitzt eine niedrige Gelenkrolle und die Zehen enden in Krallen (Fig. 121). Prota-

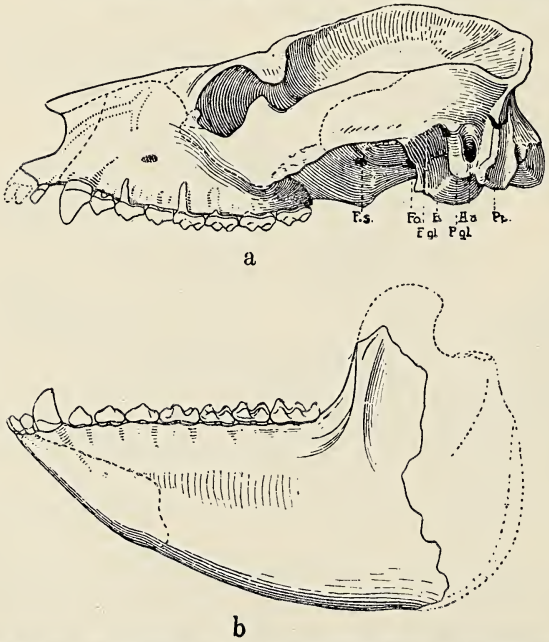


Fig. 120. a Schädel und b Unterkiefer zweier verschiedener Individuen von Mixtotherium cuspidatum aus den Phosphoriten des Quercy. $^1/_2$ natürlicher Größe. (Nach H. G. Stehlin.)

griochoerus und Agriochoerus lebten im Alttertiär (Obereozän und Oligozän) Nordamerikas.

Im Gegensatz zu den Agriochoerinen erinnert der Habitus der Oreodontinae an Schweine (z. B. Leptauchenia, Fig. 122).

Auffallend ist die Ausbildung des Vordergebisses und die starke seitliche Ausladung der Jochbögen, die nach Schlosser an Flußpferde erinnert. Die Orbita ist nur sehr selten offen, sonst hinten geschlossen, der Schwanz kurz, der Humerus besitzt eine hohe Trochlea, die Zehen enden in Hufen. Oreodon lebte im Oligozän, Promerycochoerus im Oberoligozän und Untermiozän, Ticholeptus (Fig. 123) im Mittel- und Obermiozän Nordamerikas.

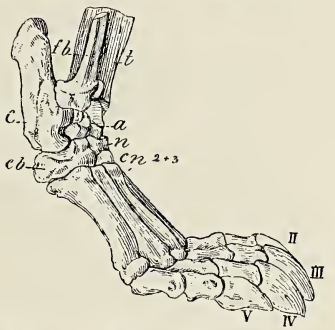


Fig. 121. Rechter Hinterfuß von Agriochoerus maior aus dem oberen Oligozän Nordamerikas, von der Außenseite gesehen. (Nach J. L. Wortman.)
II, III, IV, V = Reihenfolge der Zehen. — fb = Fibula, t = Tibia, c = Calcaneus, a = Astragalus, c = Cuboid, n = Naviculare, cn 2+3 = Cuneiforme II u. III (verschmolzen).

Die ausgestorbene Familie der Xiphodontidae umfaßt primitive Paarhufer aus dem Obereozän und Unteroligozän Europas, die durch ihren eleganten, schlanken Körper mit hohen Gliedmaßen am ehesten an Hirsche erinnern; sie sind ohne Nachkommen erloschen. Ihr Gebiß war vollständig und die Molaren selenodont. Die vorderen Prämolaren zeigen einen langgestreckten

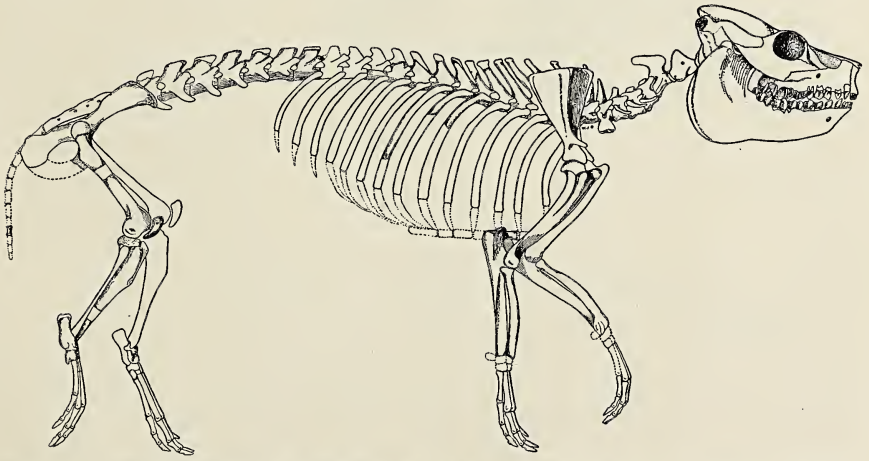


Fig. 122. Rekonstruktion des Skelettes von Leptauchenia decora, einem Oreodontinen aus dem Untermiozän beim Corral Draw in den Bad Lands von Süd-Dakota. Ungefähr $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Nach W. J. Sinclair, 1910.)

Bau; der untere erste Prämolar funktionierte als Eckzahn oder war in der Größe von den angrenzenden Zähnen nicht verschieden, wie dies Tapirulus (Fig. 124) zeigt. Die Gliedmaßen funktionierten infolge der Verkümmerung der Seitenzehen als zweizehige Hände und Füße.

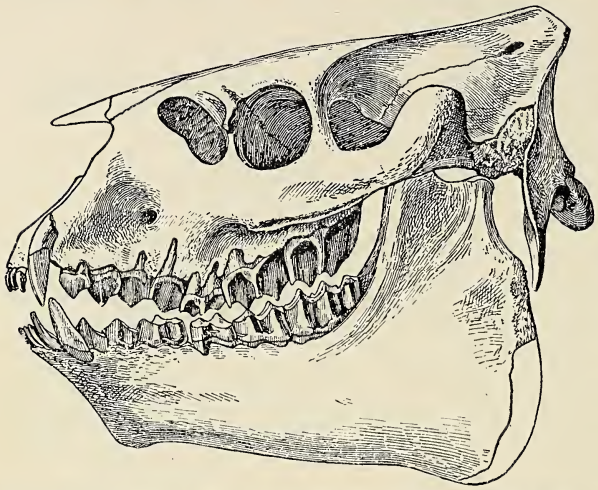


Fig. 123. Schädel von Ticholeptus breviceps aus dem Mittelmiozän Nordamerikas. $^3/_8$ natürlicher Größe. (Nach Carl Douglass.)

Am längsten ist die Gattung Xiphodon bekannt, welche zu der Zeit, als noch die Gipsbrüche auf dem Montmartre in Paris im Betriebe standen, häufiger gefunden wurde; seit der eingehenden Beschreibung durch Cuvier (1822), der jedoch Xiphodon für eine Untergattung von Anoplotherium hielt, ist nichts wesentlich Neues über dieses kleine Tier bekannt geworden.

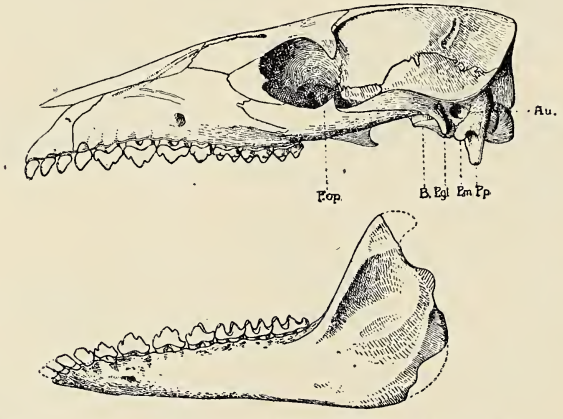


Fig. 124. Schädel und Unterkiefer von Tapirulus hyracinus. — Oberes Eozän (Ludien) von Lamandine (Quercy), Frankreich. — $^1/_2$ natürliche Größe. (Nach H. G. Stehlin.)

Mit Xiphodon scheint Tapirulus aus dem Obereozän von Lamandine im Quercy (Frankreich) nahe verwandt zu sein. Weitere Xiphodontidengattungen sind Pseudamphimeryx, Amphimeryx, Haplomeryx, Dichodon usf.

Einen ganz eigentümlichen Entwicklungsweg hat die Familie der Kamele (Camelidae) eingeschlagen. Das Gebiß war bei den ältesten bisher bekannten Kamelen noch vollständig, erlitt aber im Laufe der

Stammesgeschichte verschiedene Reduktionen, und zwar ging im oberen Gebisse das erste und zweite Schneidezahnpaar sowie der zweite Prämolar verloren (eine ganz eigentümliche und ungewöhnliche Form der Gebißreduktion). Während sich sonst in allen Stämmen der Huftiere bei fortschreitender Spezialisation der Gliedmaßen Laufkiele an den unteren Gelenken der Mittelfußknochen ausbilden, ist diese Spezialisation bei den Kamelen nicht eingetreten.

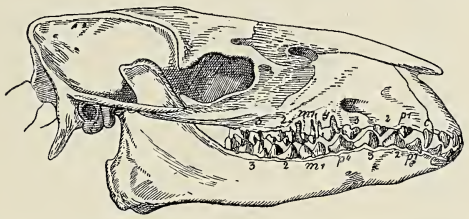


Fig. 125. Schädel von Protylopus Petersoni aus dem Obereozän (Uinta) von Nordamerika. (Nach W. B. Scott.)

Das Ursprungsland der Kamele ist sicher Nordamerika gewesen, wo sie vom Obereozän bis zum Plistozän lebten. Im Pliozän wanderten sie von hier nach Asien; erst in historischer Zeit ist das Dromedar in gezähmtem Zustand nach Nordafrika gebracht worden. Nach Südamerika gelangten die Kamele nach Herstellung der Landbrücke über die Landenge von Panama in der Pliozänzeit; von der einst formenreichen Gruppe haben sich nur zwei Gattungen (Camelus in Asien und Afrika und Auchenia in Südamerika) erhalten.

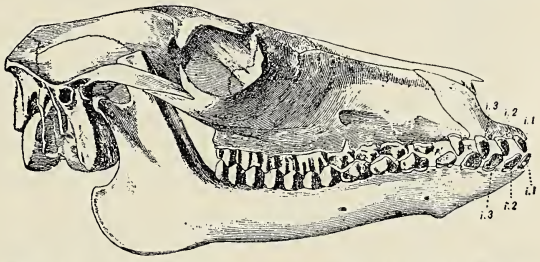


Fig. 126. Poëbrotherium Wilsoni aus den White-River-Beds von Nebraska. Seitenansicht des Schädels in $^2/_5$ natürl. Größe. (Nach J. L. Wortman.)

Die ältesten Cameliden sind im Obereozän (Uinta-Beds) entdeckt worden. Unter diesen ist Protylopus (Fig. 125) am besten bekannt. Das Tier war von Hasengröße und besaß ein vollständiges Gebiß in geschlossener Reihe. Durch die Schmalheit der Schnauze erinnert Protylopus an das Lama; aber Radius und Ulna sind frei und verschmelzen erst bei höherem Alter in der Mitte; die Metapodien sind nicht verwachsen, die Hand vierfingerig, der Fuß zweizehig (Seitenzehen noch als Griffelbeine erhalten); die Fibula ist sehr stark verkümmert. Diesem primitiven Cameliden reiht sich das oligozäne Poëbrotherium (Fig. 126) aus dem White-River an.

Das Tier ist bereits bedeutend größer (ungefähr wie ein Reh), die Spezialisation des Gebisses ist vorgeschritten, da in der Region der Eckzähne ein Auseinanderrücken der Zähne beginnt und die Molaren hochkronig geworden sind; die Seitenfinger und Seitenzehen sind hochgradig rudimentär; Ulna und Radius sind verwachsen.

Fig. 127. Hinterfuß von Gelocus communis aus dem Oligozän von Ronzon, Frankreich, $^1/_2$ natürl. Größe. (Nach W. Kowalevsky.)

Bei Protomeryx aus dem Untermiozän (Arikareeformation, Merycochoeruszone) sind die Eckzähne geschärft und gekrümmt, die Orbita schließt sich am Hinterrande fast ganz, die Gliedmaßen werden digitigrad und daher die Endphalangen reduziert. Diese Veränderungen steigern sich bei Protolabis aus dem Obermiozän (Procamelus-Zone) immer mehr; hier sind die Molaren ausgesprochen hypsodont; der obere zweite Prämolar ist im Schwunde begriffen, aber die Metapodien sind noch immer nicht zu einem Kanonenbein verschmolzen. Etwas weiter entwickelt hat sich der jüngere Procamelus, bei dem bereits die beiden ersten oberen Schneidezahnpaare verloren gegangen sind, ebenso wie der obere und untere zweite Prämolar; die Metapodien sind zu Kanonenbeinen verschmolzen. In dieser Zeit scheint die Abzweigung des Lamastammes erfolgt zu sein, während sich in Nordamerika die echten Kamele von Protolabis abzweigten und über Pliauchenia, dem der untere zweite Prämolar bereits gänzlich fehlt, zu Camelus entwickelten.

Bei Camelus ist der erste und zweite obere Schneidezahn verloren gegangen und ebenso ist der untere und obere zweite Prämolar aus dem Gebisse verschwunden.

Ein Kamel aus dem Unterpliozän Ostindiens, der erste Einwanderer von Amerika nach Asien, gehört einem von der Gattung Camelus verschiedenen Stamme an, während die echten Trampeltiere und Dromedare auf Formen zurückgehen, die erst viel später aus Nordamerika in die weiten Hochsteppen Asiens einwanderten. In Europa sind die Kamele niemals weiter als bis Rußland vorgedrungen, von wo aus dem Pliozän von Kherson Procamelus bactrianus bekannt ist; die Besiedlung Nordafrikas durch das Dro-

medar ist allem Anscheine nach erst in historischer Zeit erfolgt. Das Dromedar ist heute nur in gezähmtem Zustande bekannt und als Wildform erloschen.

Den Kamelen reiht sich die Familie der Zwerghirsche (Tragulidae) an. Allen fehlt das Geweih, das erst bei der verwandten Familie der Hypertragulidae auftritt.

Das Gebiß der Traguliden ist bereits bei den ältesten Formen stark spezialisiert; alle oberen Schneidezähne fehlen, und bei höher spezialisierten Zwerghirschen verschwinden auch die ersten Prämolaren im Ober- und Unterkiefer. Der obere Eckzahn ist säbelartig, der untere ist in die Schneidezahngruppe einbezogen; die Lückenzähne besitzen schneidende Kronen.

Die Ulna bleibt bei den Traguliden stets frei, aber in der Hand- und Fußwurzel treten Verschmelzungen auf, die mit der vorgeschrittenen Spezialisation von Hand und Fuß in Zusammenhang stehen. Bei den älteren Formen sind die beiden mittleren Metapodien (III und IV) noch getrennt, aber später verschmelzen sie zu einem Kanonenbein; die Seitenzehen verkümmern gleichzeitig zu Griffelbeinen, von denen bei der ausgestorbenen Gruppe der Gelocinae ein oberes und ein unteres Rudiment übrig bleibt, während das Mittelstück verloren ging (Fig. 127).

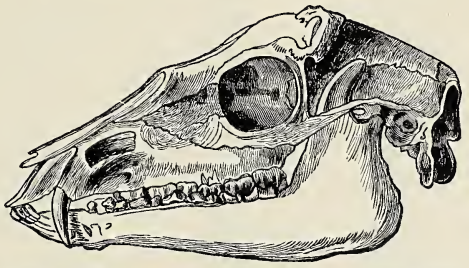


Fig. 128. Dorcatherium Naui aus dem Unterpliozän von Eppelsheim, $^1/_3$ natürlicher Größe. (Nach J. J. Kaup.)

Die Traguliden haben niemals beträchtliche Körpergrößen erreicht; die größten haben kaum das Ausmaß eines Rehes erreicht. Die ersten erscheinen im Oligozän Europas; die ganze Familie ist auf Europa, Asien und Afrika beschränkt geblieben und niemals nach Nordamerika ausgewandert.

Unter den zwei Unterfamilien (Gelocinae und Tragulinae) erlischt die erste mit Gelocus schon im Oligozän; die zweite enthält eine kleine Anzahl miozäner Gattungen, unter denen Dorcatherium (Fig. 128) die häufigste ist, aber schon im Unterpliozän von Europa und Ostindien ausstirbt. Seit dem Aussterben von Dorcatherium in Europa ist die Gruppe der Zwerghirsche auf zwei Gattungen, Tragulus (in Ostindien und auf den Sundainseln) und

Hyaemoschus (in Westafrika) reduziert. Tragulus erscheint zum ersten Male im Pliozän von Südindien.

Die Hypertraguliden sind völlig erloschen. Im Gegensatz zu den rein eurasiatischen und afrikanischen Traguliden sind die Hypertraguliden über die Grenzen Nordamerikas nie hinausgekommen, wo sie vom Oligozän bis zum Miozän lebten. Bei den ältesten Gattungen war der Schädel geweihlos, aber später trat bei einer Blastomeryxart aus dem Unterpliozän von Nebraska ein von Haut überzogenes Geweih auf.

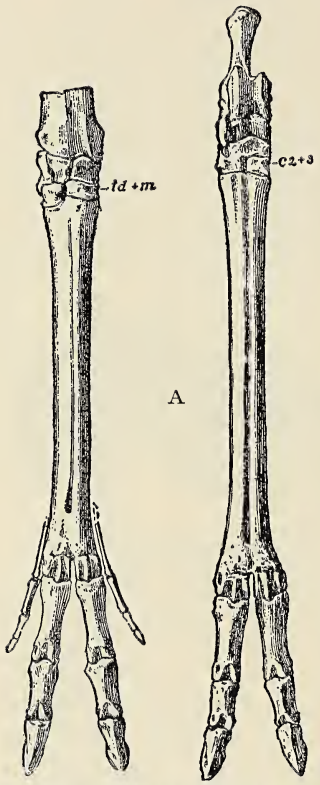


Fig. 129. Blastomeryx gemmifer aus dem Unterpliozän (Loup-Fork) von Nebraska. A Hand, B Fuß, beide in $^2/_5$ natürl. Größe. (Nach W. B. Scott.)

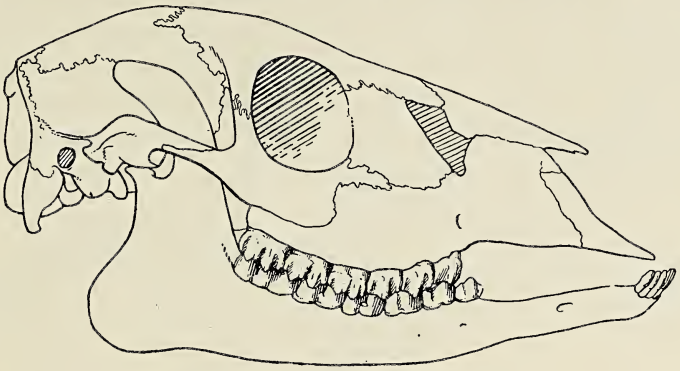
Die oberen Schneidezähne fehlten den Hypertraguliden und der untere Eckzahn war in die Gruppe der Schneidezähne einbezogen.

Ursprünglich waren die Mittelhandknochen III und IV frei, aber später (bei Blastomeryx, Fig. 129) verwachsen sie zu einem Kanonenbeine; die Mittelfußknochen, die ja in der Spezialisation den Mittelhandknochen vorauszueilen pflegen, sind schon bei den ältesten Hypertragulidengattungen miteinander verwachsen, ebenso das Cuboid mit dem Naviculare, wie bei Gelocus unter den Traguliden.

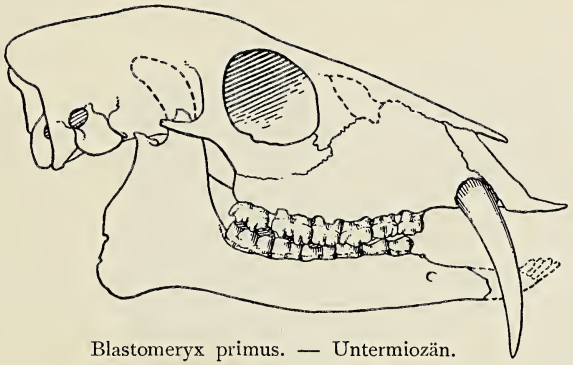
Aus dem oligozänen Leptomeryx (Fig. 130) ging im Miozän die Gattung Blastomeryx mit mächtig entwickeltem oberen Eckzahn hervor; Blastomeryx wanderte im Pliozän (Fig. 131) nach Südamerika aus und ist nach W. D. Matthew (1898) als der Stammvater der südamerikanischen Gattung Mazama anzusehen.

Die große Familie der Hirsche (Cervidae) läßt sich in vier Unterabteilungen scheiden. Die erste Unterfamilie bildet der ausgestorbene Stamm des nordamerikanischen Protoceratinae, der vom Obereozän bis zum Oberoligozän lebte; die drei anderen Unterfamilien der Moschushirsche, Muntjakhirsche und der echten Hirsche sind noch am Leben.

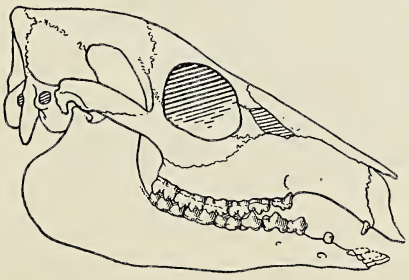
Das Gebiß der Cerviden ist reduziert; die oberen Schneidezähne fehlen stets, der obere Eckzahn ist häufig nur bei den Männchen vorhanden, der untere Eckzahn aber in die Schneidezahngruppe mit einbezogen. Der Kronenschmelz ist stark ge-



Mazama nemorivaga. — Holozän.



Blastomeryx primus. — Untermiozän.



Leptomeryx Evansi. — Mitteloligozän.

Fig. 130. Vergleich dreier amerikanischer Cervidenschädel (Leptomeryx Evansi, Mitteloligozän (Oreodonzone) Nordamerikas; Blastomeryx primus, Untermiozän (Upper Rosebud-Beds der Indianer-Reservation »Pine Ridge«) Süddakotas; Mazama nemorivaga, Holozän Südamerikas). — Halbe natürliche Größe. (Nach W. D. Matthew, 1908.)

runzelt; an der Innenseite der oberen Molaren und an der Außenseite der unteren Molaren ist ein Basalpfeiler ausgebildet. Der obere und untere erste Prämolar fehlt bei den jüngeren Cervidengattungen.

Im Metapodium sind die Seitenzehen rudimentär, und zwar sind entweder nur obere oder proximale Rudimente (»plesiometacarpale«) oder nur untere oder distale (»teleometacarpale«) erhalten. Die erstere Erscheinung ist insbesondere bei den eurasiatischen, die zweite bei den amerikanischen Hirschen zu beobachten. In Afrika haben die Hirsche stets gefehlt.

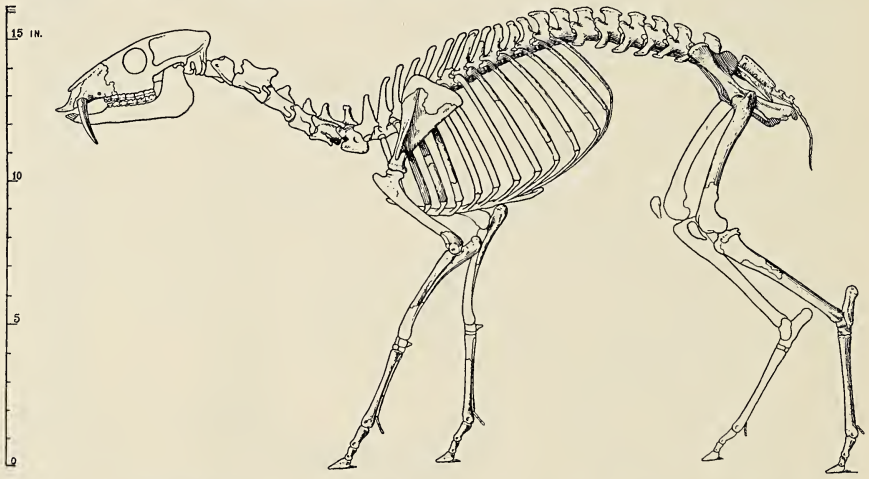


Fig. 131. Rekonstruktion des Skelettes von Blastomeryx advena aus den oberen Rosebud-Beds der Indianer-Reservation »Pine Ridge« in Süddakota. (Nach W. D. Matthew.)

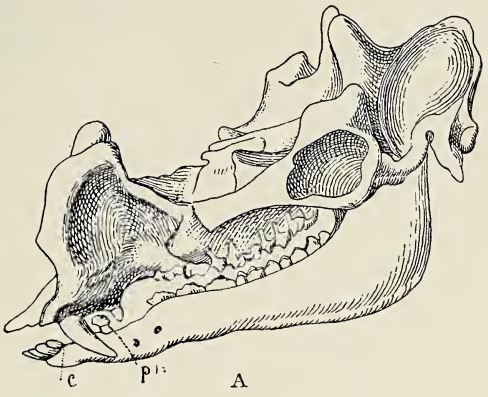
Die Protoceratinen treten zuerst im Obereozän Nordamerikas auf. Zu den auffallendsten Merkmalen gehören die jedenfalls mit Haut (»Bast«) überzogen gewesenen Schädelzapfen, die nur den ältesten Gattungen (z. B. Camelomeryx aus dem Obereozän) fehlen, aber bei Protoceras (Fig. 132 A) und namentlich bei Syndyoceras (Fig. 132 B) als gewaltige Zapfen ausgebildet erscheinen, die in zwei Paaren vorhanden sind, von denen das vordere auf den Nasenbeinen steht. Die Schädelzapfen der Weibchen waren kleiner.

Die Moschushirsche (Moschinae), die durch die heute noch lebende Gattung Moschus vertreten sind, treten zum ersten Male im Unterpliozän Ostindiens auf.

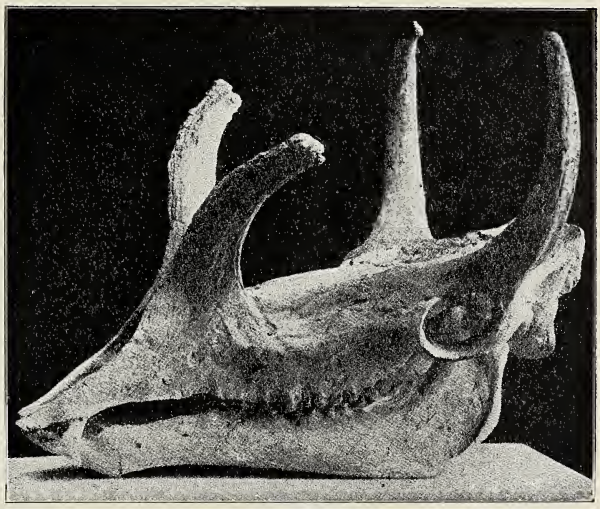
Die Muntjakhirsche (Cervulinae) erscheinen im Miozän Europas zum ersten Male, verschwinden aber hier bereits im Unter-

pliozän; heute sind sie auf Südasien beschränkt, wo die Gattung Cervulus lebt. Geweihlose Gattungen waren Amphitragulus und Palaeomeryx aus dem Miozän; einzelne Palaeomeryxarten (Palaeomeryx eminens) erreichten die Größe eines Edelhirsches.

Die oberen Eckzähne von Palaeomeryx waren größer als dies bei anderen Cervulinengattungen zu beobachten ist. Die miozäne Gattung Dicroceros hatte ein zwei-, selten ein dreisprossiges Geweih, das wahrscheinlich nicht abgeworfen wurde; der Rosenstock lag bei dieser Gattung hoch über dem Schädeldach. Cervavus aus dem Unterpliozän Chinas dürfte nach Schlosser der Stammvater der modernen Rehe und echten Hirsche (Cervinae) und zwar speziell der Gattung Cervus sein.



Die ersten echten Hirsche (Cervinae) erscheinen verhältnismäßig spät; ihre ältesten Vertreter (z. B. Procervus aus dem Unterpliozän Südrußlands, Fig. 133) sind unterpliozänen Alters. Zu dieser Zeit tritt in den Schichten von Pikermi in Attika ein Vertreter der Gattung Capreolus (Reh) auf, während die Gattung Elaphus erst im oberen Pliozän erscheint.



B

Fig. 132.

A Protoceras celer, ein Protoceratine aus dem Oberoligozän (White River-Beds) von Nebraska. — Ungefähr $^1/_3$ natürlicher Größe. (Nach Scott.)

B Syndyoceras, ein Protoceratine aus den Daemonhelix-Beds von Sioux-County, Nebraska. (Nach E. H. Barbour.)

Der Riesenhirsch der Eiszeit Europas (Megaceros euryceros)

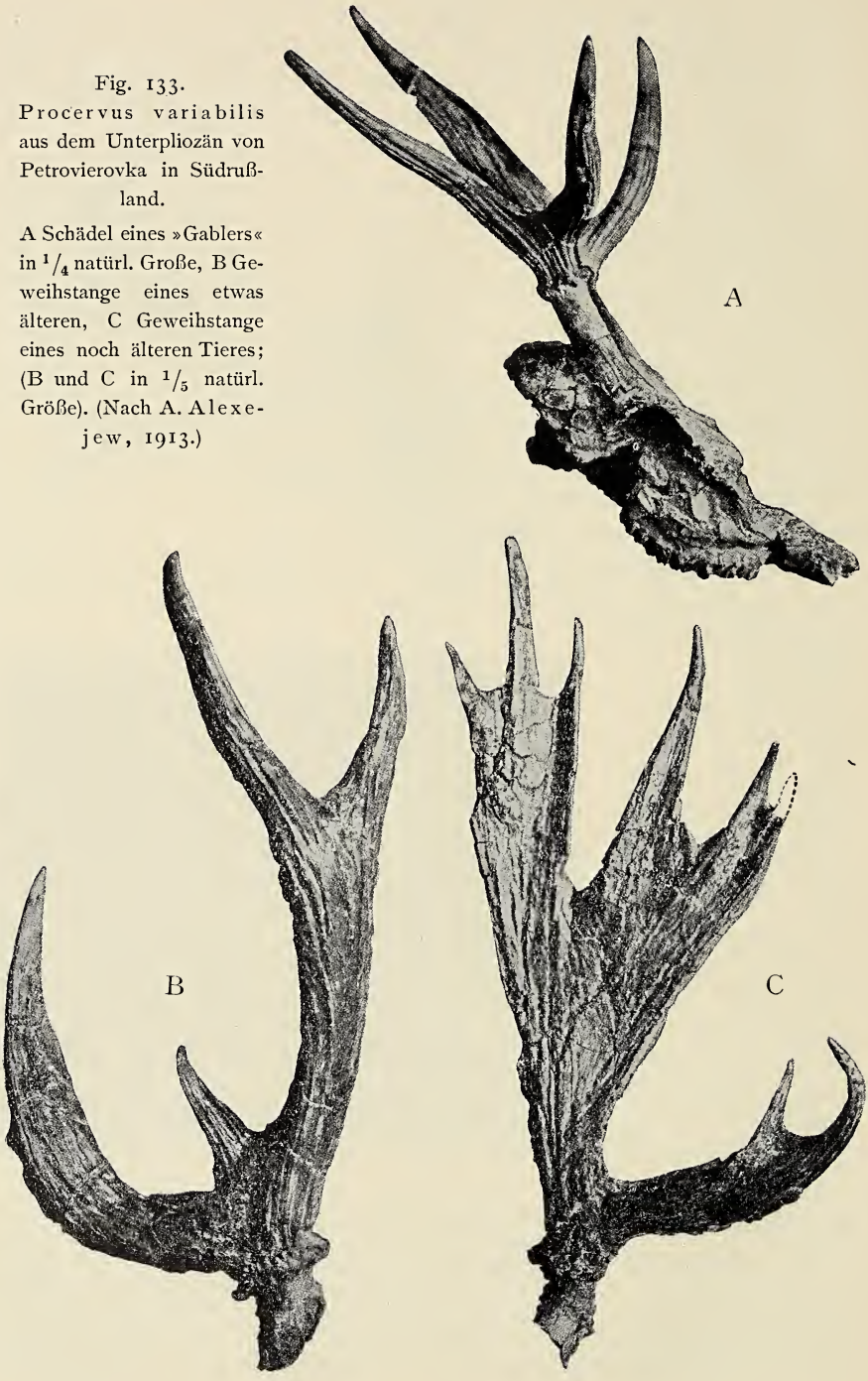


Fig. 133.
Procervus variabilis aus dem Unterpliozän von Petrovierovka in Südrußland.

A Schädel eines »Gablers« in $^1/_4$ natürl. Große, B Geweihstange eines etwas älteren, C Geweihstange eines noch älteren Tieres; (B und C in $^1/_5$ natürl. Größe). (Nach A. Alexejew, 1913.)

ist mit dem Damhirsch verwandt; die Geweihe waren mächtiger entwickelt als bei irgendeinem anderen Hirsch und erreichten eine Stangenweite von 3,5 m. Der Riesenhirsch war nirgends sehr häufig, war aber über Südeuropa und Mitteleuropa weit verbreitet; er lebte noch als Zeitgenosse des paläolithischen Menschen in Mitteleuropa, verschwand aber bald nach dem Ausgange der Würmeiszeit. Er ist von dem irischen Riesenhirsch (Megaceros hibernicus, Fig. 134) verschieden. Die Skelette des letzteren finden sich in Mengen in den Torfmooren Irlands; es scheint, daß die Tiere von jagenden Wölfen in die Sümpfe gehetzt wurden, wie W. Soergel (1912) wahrscheinlich macht. Die an fossilen Riesenhirschgeweihen häufig sichtbaren dichtstehenden Kerben rühren aber ebensowenig von der Hand des Menschen, noch von dem Wetzen übereinanderliegender Knochen und Geweihe her, wie man bisher glaubte, sondern sind zweifellos Nagespuren verschiedener Nager, welche auch in unseren Wäldern mit Vorliebe die Abwurfstangen und andere freiliegende Knochen benagen.

Ein abnorm verzweigtes Geweih besaß ein großer Hirsch (Polycladus Sedgwickii, Fig. 135 1), der zur oberen Pliozänzeit in Frankreich und Oberitalien lebte und auch in England im sogenannten Forest-Bed nachgewiesen wurde. Einem erloschenen Seitenast der Hirsche gehört Cervalces americanus aus dem Plistozän Nordamerikas an, dessen Schaufelgeweih in ganz anderer Weise als bei den echten Elchen verzweigt war (Fig. 135 3).

Der lebende Elch (Alces palmatus, Fig. 136) ist ein Bewohner des Waldes und sumpfiger Brüche; seine Stangenweite erreicht bis 1,30 m. Dagegen hat im älteren Plistozän Europas ein Steppenelch (Alces latifrons) von bedeutender Größe gelebt, dessen Geweihauslage 2,50 m erreichte, also die des lebenden Waldelchs um 1,20 m übertraf. Der Steppenelch ist schon um die Mitte der Eiszeit ausgestorben, und der lebende Waldelch ist, wie W. Soergel vor kurzem dargelegt hat, nicht sein Nachkomme, sondern stammt von einer mit dem Alces latifrons gemeinsamen Ahnenform ab.

Die Entwicklung des Geweihes, die wir am lebenden Hirsche verfolgen können, wo auf ein Spießergeweih ein Gablergeweih, dann ein Sechsergeweih, Achtergeweih usw. folgt (vgl. Fig. 133), spiegelt die stammesgeschichtliche Entwicklung des Hirschgeweihes wieder.

Die ältesten Cerviden aus dem Untermiozän besaßen noch keine Geweihe; später bildet sich ein »Spießergeweih«, dann im

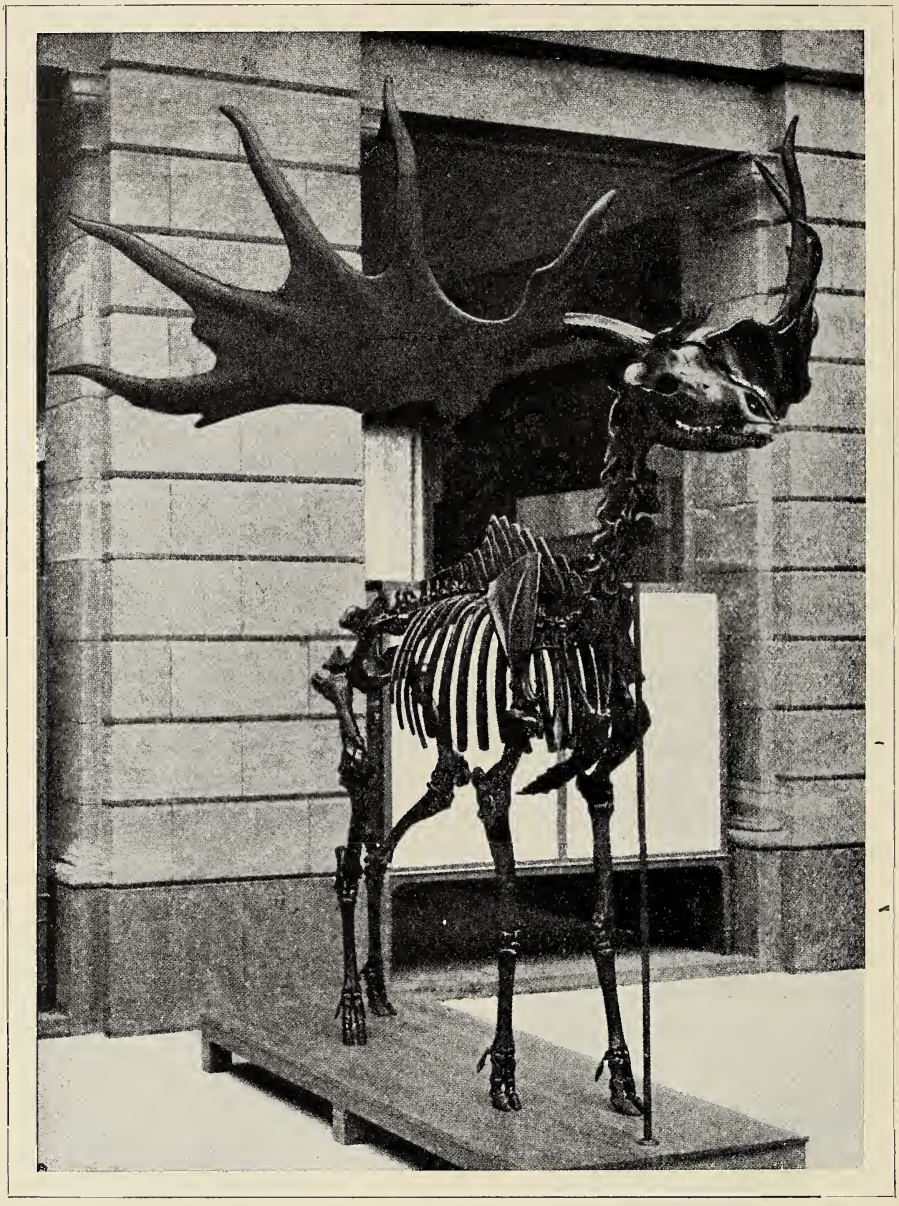


Fig. 134.

Skelett des irischen Riesenhirsches, Megaceros hibernicus aus einem Torfmoor Irlands. — Original im Senckenbergischen Museum zu Frankfurt am Main. — (Nach F. Drevermann.)

Mittelmiozän ein »Gablergeweih« und schließlich im Pliozän ein »Sechsergeweih« mit drei Sprossen aus; erst spät, im Oberpliozän und Plistozän entfaltet sich das Geweih einzelner Formen zu außerordentlich reicher Verzweigung und erreicht beim Riesenhirsch gewaltige Dimensionen. Die Phylogenie des Geweihs kommt bei

Fig. 135. 1. Polycladus Sedgwickii. — Oberpliozän Europas.
2. Megaceros euryceros. — Plistozän Europas.
3. Cervalces americanus. — Plistozän Nordamerikas.
4. Cervus elaphus. — Holozän Europas.
(Aus J. Walther, 1908.)

den lebenden Hirschen (z. B. Reh und Edelhirsch) insoweit zur Wiederholung, als im ersten Jahre ein »Spießergeweih«, dann ein »Gablergeweih«, dann ein »Sechsergeweih« sich entwickelt, das in jedem Winter abgeworfen und durch ein rasch wachsendes neues ersetzt wird; beim Edelhirsch steigt die Zahl der Sprossen noch

weiter und erreicht durch Zerteilung der obersten Sprossen in seltenen Fällen eine ganz enorme Zahl (der vom Kurfürst Friedrich III. im Jahre 1696 bei Fürstenwalde geschossene 66-Ender). Bekannt ist das »Zurücksetzen« der Endenzahl bei zunehmendem Alter des Tieres. Mit Ausnahme des Rentiers ist nur das Männchen geweihtragend, aber es sind, freilich sehr selten, Geweihbildungen auch bei Weibchen beobachtet worden (z. B. »aufhabende Rehgaisen«).

Die Familie der Giraffiden oder Camelopardaliden umfaßt zwei getrennte Stämme: die Unterfamilien der Giraffinae und

Fig. 136. Schädel und Geweih eines alten Elchhirsches (Alces palmatus) aus dem nacheiszeitlichen Torfmoor von Schussenried in Schwaben. (Nach W. O. Dietrich, 1910.)

der Sivatheriinae. Nach den Untersuchungen Max Schlossers ist es wahrscheinlich, daß der Stamm der Giraffinae auf große Palaeomeryxarten des europäischen Miozäns zurückgeht, während vielleicht die ausgestorbenen Sivatheriinae von nordamerikanischen Protoceratinae abzuleiten sind.

Die Gliedmaßen der Giraffinae zeigen durch gänzlichen Schwund der seitlichen Metapodien und Afterzehen eine hohe Spezialisationsstufe; die Eckzähne des Oberkiefers fehlen bei allen Gattungen. Der Schädel der hochbeinigen Tiere ist entweder hornlos oder trägt Knochenzapfen auf den Stirnbeinen. Die ältesten Giraffinen erscheinen im Unterpliozän Europas wie das

hornlose Helladotherium und die gehörnten Gattungen Palaeotragus und Samotherium (Fig. 137) in der Pikermifauna; zur selben Zeit treten bereits echte Giraffen (Camelopardalis) auf. Die Giraffinen sind eine auf Eurasien und Afrika beschränkte Gruppe, die heute nur mehr in Afrika lebt (Camelopardalis und Okapia).

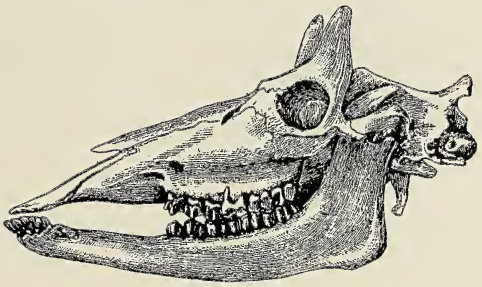


Fig. 137. Schädel und Unterkiefer von Samotherium Boissieri aus dem Unterpliozän von Samos, stark verkleinert. (Nach J. C. Forsyth-Major.)

Die Unterfamilie der Sivatheriinae umfaßt mehrere große Formen aus dem Pliozän von China, Ostindien und Osteuropa (Adrianopel). Der Schädel trug mächtige Knochenzapfen an der Grenze der Frontalia und Parietalia, deren Form von allen bekannten Schädelzapfenformen abweicht. Am besten bekannt ist Sivatherium giganteum aus den Siwalik Hills und von Adrianopel (Fig. 138).

Fig. 138. Rekonstruktion des Schädels von Sivatherium giganteum aus dem Pliozän der Siwalikberge, Ostindien, stark verkleinert. (Nach O. Abel.)

Die kleine Familie der Antilocapridae ist in der Gegenwart nur durch Antilocapra vertreten, erscheint zuerst mit der Gattung Hypisodus im Oligozän (White River) Nordamerikas und hat Nordamerika niemals verlassen. Hypisodus (Fig. 139) hatte die Größe eines Kaninchens, der Schädel war hornlos. Die systematische Stellung der Antilocapriden wird verschieden beurteilt; manche stellen sie als Unterfamilie zu den Boviden. Die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Cerviden, welche einige Autoren auf Grund der ähnlichen Geweihbildung annahmen,

scheinen nicht zu bestehen. Bei Hypisodus sind in den Schneidezahnabschnitt des Unterkiefers außer den drei Inzisiven der Eckzahn und der vorderste P mit einbezogen. Merycodus (Fig. 140) besaß ein hohes hirschähnlich verzweigtes Geweih mit schwachem oder fehlenden Rosenstock, das wahrscheinlich niemals »abgeworfen« wurde. (Mittelmiozän bis Pliozän Nordamerikas).

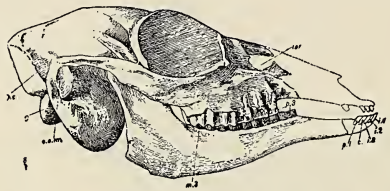


Fig. 139. Hypisodus minimus aus dem Oligozän (White River-Beds) von Colorado, $^3/_4$ natürlicher Größe. (Nach E. D. Cope.)

Die weitaus formenreichste Gruppe der Paarhufer und aller Ungulaten überhaupt sind die Hohlhornträger oder Cavicornia.

Bei allen Cavicorniern fehlen die oberen Schneidezähne und Eckzähne, sowie die oberen und unteren P1, mitunter auch der obere und untere P2. Der untere Eckzahn funktioniert wie ein Schneidezahn. Bei den älteren Gattungen sind die Molaren noch brachyodont, bei den spezialisierten

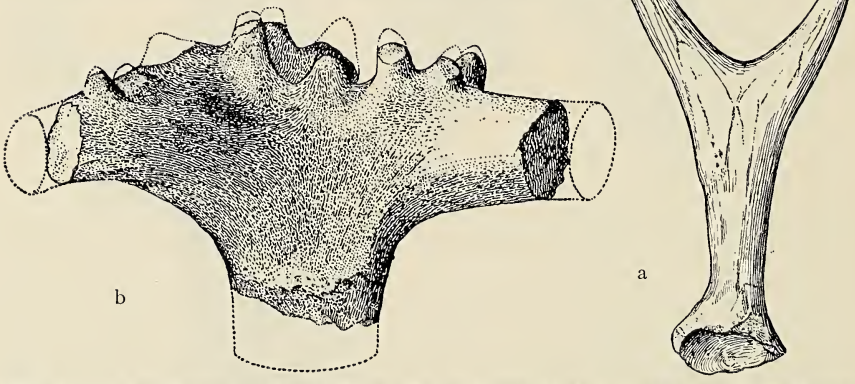


Fig. 140. a Außenansicht eines Horns von Merycodus necatus aus dem Miozän der Mohave-Wüste in Kalifornien. $^1/_2$ natürliche Größe. — b Innenansicht eines abnormalen? Horns von Merycodus coronatus, ebendaher, natürliche Größe. (Nach J. C. Merriam, 1913.)

hypselodont bis prismatisch (Bovinae). Bei den unteren Molaren gleicht die Außenhälfte der Krone der Innenhälfte der oberen Molaren und umgekehrt. In den Gliedmaßen sind die Seitenzehen stärker reduziert als bei den Cervicornia; die mittleren Metapodien vereinigen sich frühzeitig zu einem Kanonenbein. Gegenwärtig

stehen die Cavicornia als einziger Stamm der einst so außerordentlich formenreichen Gruppe der Huftiere in ihrer Blütezeit und zwar insbesondere in Afrika, wohin sie aber relativ spät eingewandert sind. Die Unterfamilie der Aegodontia hat das hypselodonte Molarenstadium früher als die Boodontia erreicht. Wir können die Cavicornier bis in das Miozän Europas zurückverfolgen; wahrscheinlich sind sie aus den Cervicorniern entstanden. Zu den wesentlichsten Schädelmerkmalen gehört die Knickung der faciokranialen Schädelachse, so daß die unpaaren Knochen der Schädelbasis mit der Achse des Gesichtsschädels einen stumpfen Winkel einschließen. Die großen Stirnbeine sind von Luftzellen erfüllt; über den Augenhöhlen sind Schädelzapfen zur Entwicklung gelangt, welche im Inneren meist hohl, selten massiv sind. Die Hohlräume der Schädelzapfen stehen mit den Luftzellen der Stirnbeine in Verbindung.

Eine Übersicht über die wichtigsten Untergruppen der Cavicornier und der hervorragendsten vorzeitlichen Vertreter läßt sich am besten in folgender Form veranschaulichen.

I. Unterfamilie: Aegodontia.

1. Neotraginae:	Lebend in Afrika. Fossil unbekannt.
2. Gazellinae: (Gazellen)	Lebend in Asien und Nordafrika. Vorzeitliche Vertreter zuerst im Unterpliozän Eurasiens.
3. Rupicaprinae: (Gemsen)	Lebend in Hochgebirgen Europas, Asiens und Nordamerikas. Fossile Gemsen in der Eiszeit Mitteleuropas (Schweiz, Belgien, Deutschland, Österreich usw.).
4. Ovicaprinae: (Schafe und Ziegen)	Lebend in Asien, Europa und Nordamerika. Die ältesten Gattungen im Unterpliozän Eurasiens (Oioceros, Bucapra, Pseudobos). Die ersten Ziegen treten im Unterpliozän Ostindiens auf, die ersten Wildschafe im Plistozän Europas.
5. Ovibovinae: (Moschusochsen)	Lebend in Grönland und dem nördlichen Nordamerika. Fossile Reste des Moschusochsen sind aus eiszeitlichen Ablagerungen Mittel- und Nordeuropas und Nordamerikas bekannt.

II. Unterfamilie: Boodontia.

Wahrscheinlich hat sich dieser heute in Afrika und Eurasien heimische Stamm in der Miozänzeit von geweihlosen Hirschen abgezweigt.

1. Pseudotraginae: Ausgestorben. Dieser älteste Stamm der Cavicornier tritt zuerst im Mittelmiozän von Mitteleuropa auf (Eocerus, Protragocerus), war im Unterpliozän bis Indien und China verbreitet und stirbt um diese Zeit aus. Neotragocerus ist im Unterpliozän von Nebraska entdeckt worden.
2. Cephalophinae: Lebend in Ostindien (Boselaphus, Tetraceros) und Afrika (Cephalophus). Fossil im Unterpliozän Ostindiens.
3. Bubalidinae: Lebend in Afrika. Fossile Vertreter im Unterpliozän von Europa, Kleinasien, Ostindien (Prodamaliscus, Criotherium); die heute noch lebende Gattung Damaliscus tritt zuerst im Unterpliozän Ostindiens auf.
4. Hippotraginae: Lebend in Afrika. Fossile Reste seit dem Unterpliozän bekannt. Palaeoryx in der Pikermifauna Griechenlands, Südrußlands, Persiens; Tragoreas im Unterpliozän von Samos.
5. Cervicaprinae: Lebend in Afrika. Fossile Vertreter sind nicht mit Sicherheit nachgewiesen; vielleicht gehören Reste aus dem indischen Pliozän fossilen Cervicaprinen an.
6. Tragelaphinae: Lebend in Afrika. Fossile Vertreter im Unterpliozän Eurasiens. Palaeoreas in der Pikermifauna Frankreichs, Griechenlands, Persiens, Chinas; Protragelaphus in Griechenland und Persien; Helicophora in Griechenland.
7. Bovinae: Lebend in Europa, Afrika, Asien, Nordamerika (wild). Fossile Vertreter vom Unterpliozän an. Der Auerochs oder Ur (Fig. 141) (Bos primigenius) lebte noch im 14. Jahrhundert wild in Europa und zwar in Deutschland, Polen, Rußland und Ungarn; wahrscheinlich ist er in der sogenannten Primigeniusrasse des Hausrindes

aufgegangen, während die Brachycerosrasse Englands, Südeuropas und eines Teiles der Schweiz von anderen Wildrindern abstammt (vielleicht von indischen Rindern).

Fig. 141. Schädeldach und Hörner des Auerochsen oder Ur (Bos primigenius). Vorderansicht des von Bojanus 1827 beschriebenen Originals im Museum von Jena; Type. (Nach M. Pavlow.)

Der Wisent (Bison europaeus = Bison bonasus in Europa und im Kaukasus; Bison bison, Fig. 142, fast ausgerottet, in Nordamerika) hat

Fig. 142. Vergleich der Schädel: B des rezenten amerikanischen Bisons (Bison bison) und A eines ausgestorbenen Bisons (Bison latifrons) aus dem Plistozän von Kansas. (Nach H. F. Osborn, 1910.)

im Plistozän Europas (Bison priscus) und Nordamerikas zahlreiche vorzeitliche Verwandte, von denen namentlich der erloschene Bison latifrons (Fig. 142) eine enorme Größe erreichte. Unter den sieben fossilen nordamerikanischen Wisent-

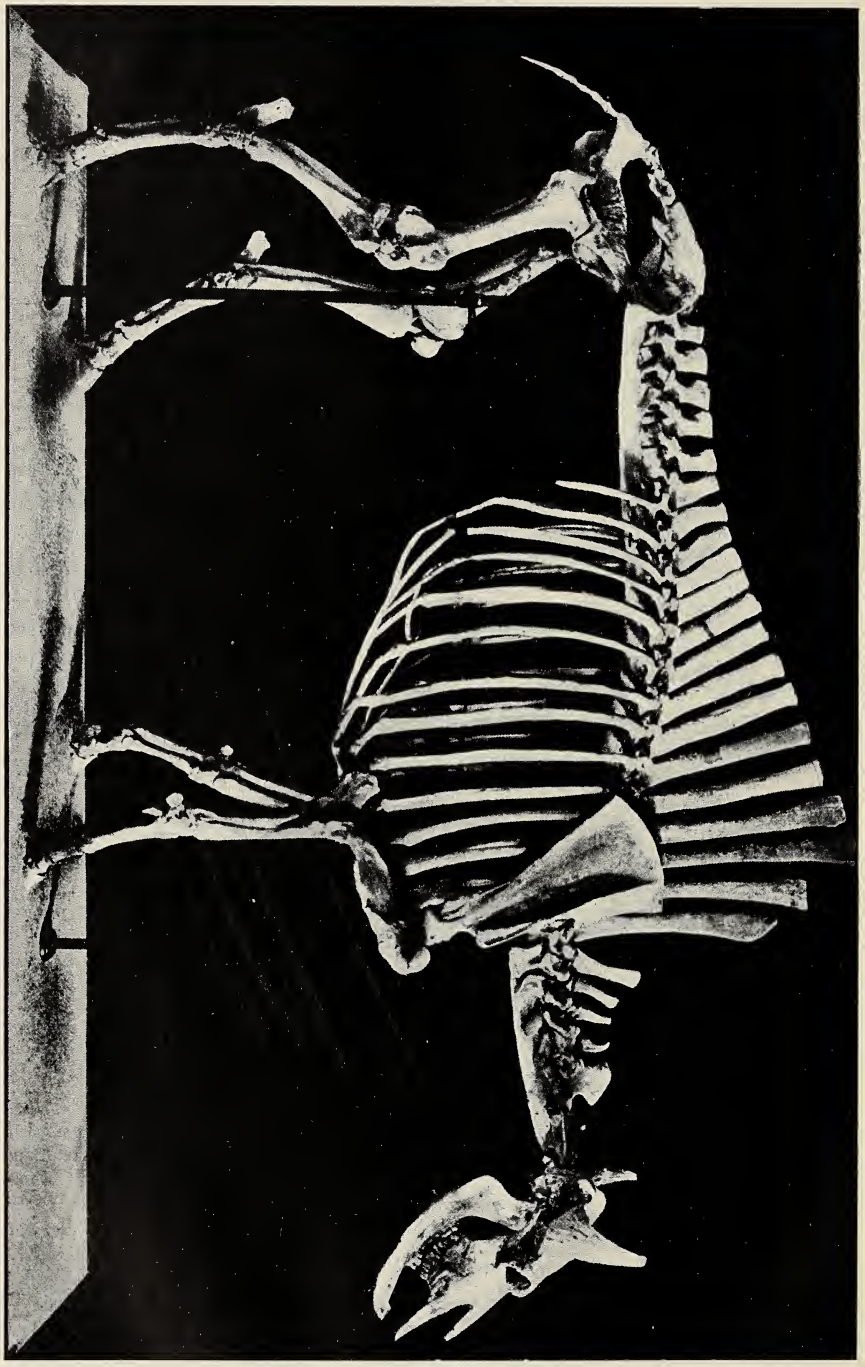


Fig. 143. Skelett eines ausgestorbenen Wisents, Bison occidentalis, aus dem Pliozän von Russell Springs, Logan County, Kansas. — Länge vom Schnauzenende bis zur Schwanzspitze 3 m. — (Nach C. F. McClung, 1908.)

arten steht Bison occidentalis (Fig. 143) dem rezenten amerikanischen Wisent am nächsten.

Die ältesten Büffel (Bubalus) treten im Unterpliozän Ostindiens auf.

Die Leptobosgruppe ist gänzlich erloschen. Sie ist im oberen Pliozän Südeuropas und im Pliozän und Plistozän Ostindiens durch fossile Formen vertreten.

Die ausgestorbenen Amblypoden.

Die Amblypoden waren die größten Landsäugetiere der Eozänzeit; sehr rasch von primitiven Protungulaten (Pantolambdiden) zu großer Spezialisationshöhe gelangt, dominieren sie bereits im Untereozän (Wasatch) durch ihre Körpergröße über die gleichalterigen Ungulaten Nordamerikas; sie erscheinen gleichzeitig in Europa, doch sind nur die Coryphodontiden von Nordamerika ausgewandert, während die Dinoceratiden, die im Mitteleozän in einzelnen Gattungen wie Uintatherium die lebenden Nashörner an Größe übertrafen und fast Elefantenmaß erreichten, stets auf Nordamerika beschränkt geblieben sind.

Der Schädel der Coryphodontiden und Dinoceratiden ist verschieden gestaltet, ebenso das Gebiß. Die Gliedmaßen sind in beiden Gruppen säulenförmig und elefantenartig, bei den Coryphodontiden kommt es zu einer sekundären Plantigradie des Fußes nach Durchlaufung eines semidigitigraden Stadiums, wobei die Seitenzehen der mesaxonischen Gliedmaßen reduziert wurden, so daß bei den sekundär plantigraden Formen der Fuß reduzierte Seitenzehen aufweist.

Der ganzen Unterordnung eigentümlich ist das winzige Gehirn, das somit auf einer tiefen Stufe stehen blieb. Von allen Ungulaten besaßen die Amblypoden das kleinste Gehirn (Fig. 144).

Die Coryphodontidae werden in der Regel als selbständige Familie den Dinocerata oder Dinoceratidae gegenübergestellt. Diese Trennung ist nicht mehr aufrecht zu halten, seitdem der Übergang einzelner Gattungen der Coryphodontiden zu den Dinoceratiden sichergestellt ist. Jedenfalls sind die Coryphodontiden viel primitiver organisiert.

Der Raubtiercharakter des Pantolambdidenschädels ist auch bei den Coryphodontiden noch erhalten. Eine Modifikation gegen-

über der Stammgruppe zeigt die Spezialisation der Eckzähne; die oberen sind lang, sehr spitz und dolchartig, ragen bei geschlossenen Kiefern weit über den Unterrand der Unterkiefer vor und schleifen auf dem Hinterrand der unteren, stark nach vorne gerichteten Eckzähne (Fig. 145). Der Schädel ist im Verhältnisse zum Rumpf sehr groß. Die Sagittalcrista lang und kräftig. Die oberen Molaren besitzen ein V-förmiges Außenjoch (»Ectoloph«) und ein gerades Vorjoch (»Protoloph«); an der hinteren Innenecke steht ein kleiner Hypocon. In den unteren Molaren ist ein Metalophid und Hypolophid entwickelt, die V-Form besitzen. Fig. 146 zeigt die Entwicklung der Uintatheriummolaren aus dem Pantolambdamolaren auf dem Wege von Coryphodon.

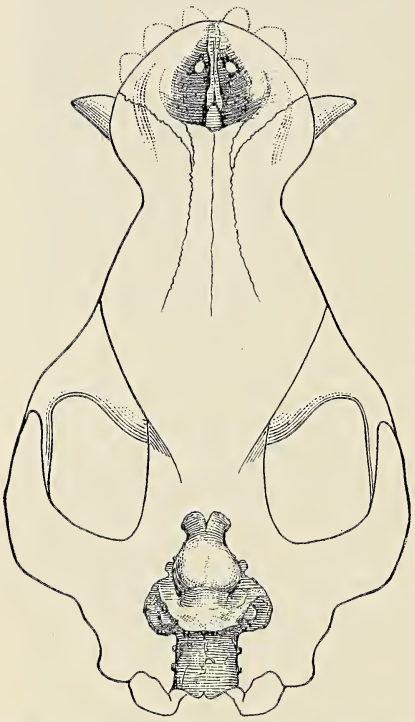


Fig. 144. Schädel von Coryphodon hamatum mit eingezeichneter Ausfüllung des Hirnhöhlenraumes, um das Größenverhältnis zwischen Gehirn und Schädel zu zeigen, in $^1/_5$ natürl. Größe. (Nach O. C. Marsh, 1876.)

Im Untereozän Nordamerikas sind zahlreiche Arten gefunden worden, unter denen sich mehrere phylogenetische Reihen verfolgen lassen; einige Formen bilden den Übergang zu den Dinoceratidae. Die wichtigsten Gattungen sind Coryphodon (auch in Europa) und Bathyopsis (Fig. 147).

Die aus Coryphodontiden hervorgegangenen Dinoceratiden schlagen einen eigentümlichen Entwicklungsweg ein. Der Schädel bekommt durch die Ausbildung gewaltiger Knochenzapfen ein sehr merkwürdiges Aussehen; diese Knochenzapfen treten auf den Nasenbeinen, Oberkiefern und Scheitelbeinen auf. Die oberen Schneidezähne sind bei den Dinoceratiden verschwunden; der obere Eckzahn ist zu einem großen, säbelartigen Hauer geworden, dessen Form an die Gestalt des Eckzahns bei den Machairodontinen erinnert; ebenso wie bei diesen ist der Unterkiefer durch einen Lappen

vergrößert, über den sich der obere Eckzahn legt (Fig. 148). Die größten Dinoceratiden wurden über 4 m lang und müssen in Haltung, Stellung und Gangart eine große Ähnlichkeit mit Elefanten besessen haben, an welche auch der morphologische Bau sowie der Größenunterschied von Hand und Fuß erinnert, da die Hand bedeutend kräftiger gebaut ist als der Fuß (Fig. 95). Das Gehirn dieser großen Formen ist sehr klein geblieben, und wir dürfen daher wohl annehmen, daß diese Tiere ungemein schwerfällig und stupid gewesen sind.

Die wichtigsten Gattungen sind Uintatherium (= Dinoceras) und Loxolophodon aus dem Mittel- und Obereozän von Wyoming. Für das Obereozän bezeichnend ist die hochspezialisierte Gattung Eobasileus (Fig. 149).

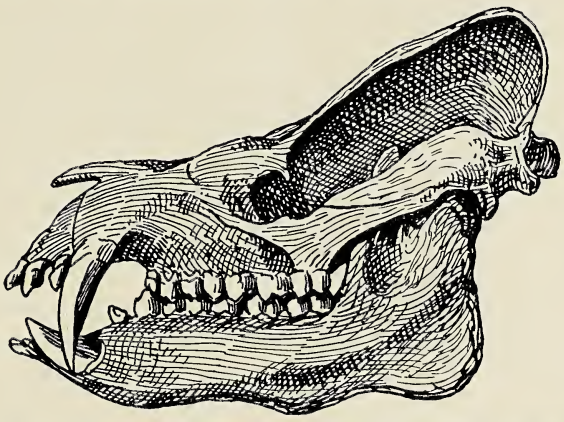


Fig. 145. Coryphodon teste aus dem Untereozän (Wasatch) von Wyoming. In $^1/_9$ natürl. Größe. (Neue Rekonstruktion auf Grundlage der Zeichnungen von H. F. Osborn.)

Die vorzeitlichen Klippschliefer (Hyracoidea).

Das bei den ältesten bekannten Gattungen noch vollständige Gebiß erfährt bei den jüngeren eine Reduktion, und zwar betrifft diese Verkümmerung zunächst den Verlust der Eckzähne, dem die hinteren Schneidezähne (oben der zweite und dritte, unten der dritte) folgen. Der erste Schneidezahn erhält mehr und mehr die Gestalt eines Nagezahns, während die beiden vorderen Schneidezahnpaare des Unterkiefers meißelförmig werden.

Bis vor kurzem war außer einer unterpliozänen Gattung nur die lebende Gattung Procavia aus dem Kaplande (Procavia capensis), eine kleinere Art aus Abessinien (P. shoana) und eine kleine Art aus Syrien und Arabien (P. syriaca) bekannt, der sich einige afrikanische Arten der baumbewohnenden, afrikanischen Gattung Dendrohyrax anschlossen.

In der letzten Zeit wurden jedoch zahlreiche fossile Gattungen aus dem Tertiär Ägyptens bekannt, die zuerst im Oligozän auftreten (Geniohyus, Bunohyrax, Mixohyrax, Pachyhyrax, Saghatherium, Megalohyrax), welche ebenso wie die Gattung Pliohyrax aus dem Unterpliozän von Pikermi und Samos der Familie Saghatheriidae angehört. Von den echten Hyraciden sind außer den oben genannten lebenden Vertretern noch keine vorzeitlichen Arten nachgewiesen worden.

Die Molaren der Saghatheriiden zeigen alle möglichen Übergänge von bunodonten bis zu lophodonten Zahntypen, die schließlich zu einem Kronenbau führen, der an die Rhinocerotiden erinnert.

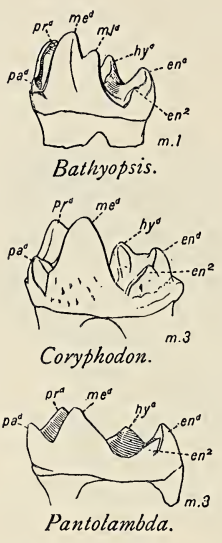


Fig. 146. Die phylogenetische Entwicklung der rechtsseitigen unteren Molaren im Stamme der Coryphodontiden. Die drei Zähne sind in der inneren Seitenansicht dargestellt. Besonders auffallend ist die Höhenzunahme der Höcker. (m 1 = erster Molar, m 3 = dritter Molar). (Nach H. F. Osborn.)

1. Pantolambda. — Torrejon-Beds (Basaleozän).
2. Coryphodon. — Wasatch-Beds (unteres Untereozän).
3. Bathyopsis. — Wind River-Beds (oberes Untereozän).

Die erloschenen Embrithopoden.

Im Oligozän Ägyptens wurde vor etwa zehn Jahren eine höchst merkwürdige Ungulatengattung entdeckt (Arsinoitherium), deren einseitige Spezialisation dazu zwang, für sie nicht nur eine eigene Familie (Arsinoitheriidae), sondern auch eine selbständige Ordnung zu errichten. Das auffallendste Merkmal von Arsinoitherium sind zwei mächtige, nach vorne schräge in die Höhe gerichtete Schädelzapfen, die sich von den Nasenbeinen aus erheben, während an ihrem hinteren Ende zwei kurze, kleine Zapfen entspringen, die bereits den Stirnbeinen angehören. Die Schädelachse ist sehr schräge zur Wirbelsäule geneigt gewesen, so daß die Hörner fast horizontal standen, während dies in der Fig. 150 nicht so deutlich zum Ausdruck kommt. Die oberen und unteren Molaren waren aus zwei V-förmigen Kämmen zusammengesetzt, deren vorderer Schenkel verkümmert ist. Der Gliedmaßenbau erinnert in vielen Einzelheiten an die Proboscidier; in vielen Merkmalen schließt sich Arsinoitherium an die Hyracoidea an; mit den Amblypoda besteht dagegen viel weniger

Übereinstimmung im Skelettbaue. Arsinoitherium ist wahrscheinlich aus einer Ahnenform hervorgegangen, die in der Mitte zwischen den Hyracoidea und Proboscidea stand.

Die vorzeitlichen Rüsseltiere (Proboscidea).

Die Proboscidea sind heute im Aussterben begriffen und haben ihre Blütezeit im oberen Tertiär und in der Eiszeit erreicht. Schon frühzeitig entwickelten sie sich zu Formen von bedeutender Körpergröße; zahlreiche Spezialisationen bedingen ihre selbständige Stellung unter den übrigen Ungulaten, unter denen nur die Embrithopoda und vor allem die Sirenia in näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu ihnen stehen.

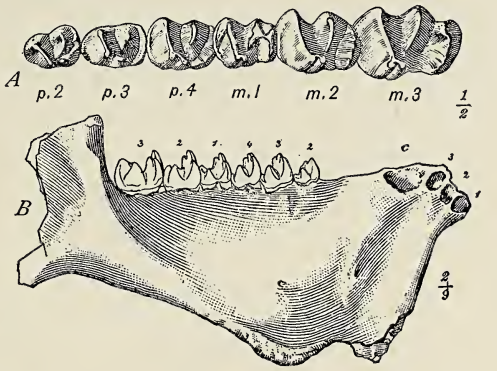


Fig. 147. Unterkieferzähne (in $^1/_3$ natürl. Größe) und Unterkiefer (in $^2/_9$ natürl. Größe) von Bathyopsis fissidens, ein Coryphodontide aus den Wind River-Beds (oberes Untereozän) von Wyoming. (Nach H. F. Osborn.)

Das Gebiß der Proboscidier hat in allen Stämmen weitgehende Modifikationen erlitten. Nur bei der ältesten Gattung Moeritherium ist das Gebiß noch fast vollständig, doch ist schon bei dieser obereozänen Gattung aus Ägypten (ob noch jüngere Arten im Miozän Indiens lebten, ist sehr zweifelhaft) der untere I_3, der untere C, sowie der obere und untere P^1 verloren gegangen. Ferner ist bei Moeritherium bereits der untere I_2 ebenso wie der obere I^2 vergrößert, so daß die älteste bekannte Proboscidiergattung zwar deutlich den Weg erkennen läßt, auf dem sich die Spezialisation der jüngeren Stämme vollzogen hat, aber von der Ahnen-

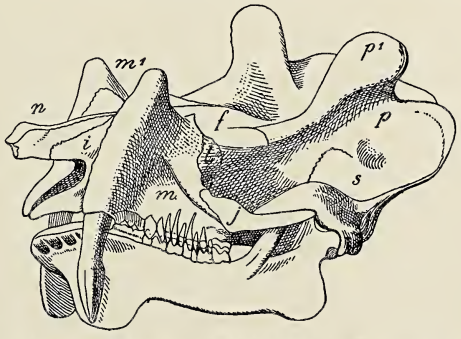


Fig. 148. Schädel von Uintatherium mirabile aus dem Eozän von Wyoming. $^1/_{12}$ natürl. Größe. (Nach O. C. Marsh.)

form so weit entfernt ist, daß wir über die Herkunft der Rüsseltiere von primitiveren, mit den Sirenen gemeinsamen Ahnen auch heute nur noch auf Vermutungen angewiesen sind.

Die Schneidezähne der Proboscidier wurden sehr frühzeitig auf das obere und untere Paar reduziert; im Stamm der Tetrabelodontiden und bei den Elephantiden ging das untere zweite Schneidezahnpaar im Laufe der Stammesgeschichte verloren. Die im Zwischenkiefer übrig bleibenden »Stoßzähne« bestehen aus dichtem, elastischem Elfenbein, das im Querschnitt eine guillochierende Anordnung von Linien zeigt. Auf dem hinteren Teil der Stoßzähne ist meist eine dünne Emailschichte erhalten.

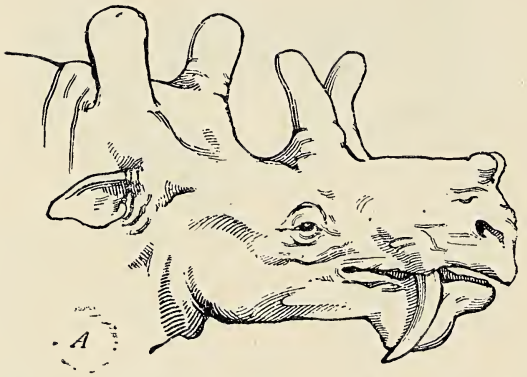


Fig. 149. Schädel von Eobasileus, rekonstruiert von Ch. Knight. (Aus H. F. Osborn, The Age of Mammals, 1910.)

Die Backenzähne der Proboscidier erfuhren eine Spezialisation nach zwei verschiedenen Richtungen. Ursprünglich oligobunodont, wurden sie frühzeitig polybunodont; die Backenzähne erhielten immer mehr die Charaktere von Schweinemolaren, so daß man von einem »suiden« Molarentypus sprechen kann. Dieser Typus ist bei den Tetrabelodontiden am schärfsten ausgeprägt. Zu einer wirklichen Hypselodontie ist es bei den bunodonten Proboscidiern nur im Stamme der Desmostyliden gekommen, die bisher nur durch einen Schädel aus dem Tertiär Japans und durch Zähne aus Californien bekannt sind. Eine andere Spezialisationsrichtung der Backenzähne hat gleichfalls mit den bunodonten Typen begonnen, doch haben sich hier die Backenzähne immer mehr durch Anordnung der Haupthöcker in Querjochen zu einem lophodonten Typus entwickelt, den man als den tapiroiden dem suiden gegenüberstellen kann. Aus diesen oligolophodonten Backenzahnformen entstanden durch Neubildung von Jochen am Hinterende der Zähne polylophodonte Zahntypen, die in den Molarenformen von Elephas das Ende ihrer Spezialisation erreichen, die ebenso wie unter den bunodonten Formen bei den Desmostyliden auch hier in hypselo-

donten Molaren gipfelt. Dabei kommt es zur Ausbildung von Zahnzement in den Zwischentälern der Joche, deren Zahl beim Mammut auf 27 steigen kaum.

Die Zahl der Molaren ist selbst bei den höchst spezialisierten Formen drei geblieben. Ursprünglich sind 3 P vorhanden, doch verschwindet später auch P_2. Endlich gehen bei den meisten Tetrabelodontiden und den Elephantiden alle P verloren, so daß überhaupt nur die Milchmolaren und die derselben Dentition angehörenden »bleibenden Molaren« zur Ausbildung gelangen. Bei den ältesten Proboscidiern, wie Moeritherium, Palaeomastodon, ferner bei Dinotherium und Desmostylus stehen die Backenzähne noch in einer Reihe hintereinander. In dem Maße aber, in dem sich die Zähne vergrößern, rücken die Zähne erst nacheinander in die Kaufläche ein; schon bei Mastodon und Tetrabelodon sind nie mehr als drei Backenzähne gleichzeitig in Funktion, später nur zwei, bei den letzten Stufen des Elephantidenstammes nur einer, wenn die letzten Reste seines Vorgängers aufgebraucht sind und der folgende noch nicht in die Kaufläche eingerückt ist. Dieses Nachschieben der Zähne endet erst in höherem Lebensalter, da der letzte, sehr große M_3 sehr spät erscheint. Die Zähne werden zuerst am Vorderende angekaut.

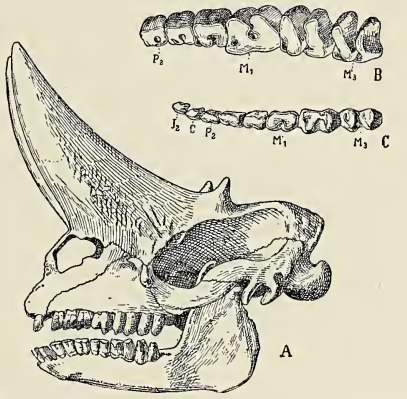


Fig. 150. A Schädel, B obere, C untere Backenzähne von Arsinoitherium Zitteli aus dem Unteroligozän des Fayûm, Ägypten. A in $^1/_{18}$, B und C in $^1/_9$ natürl. Größe. (Nach C. W. Andrews.)

Weitgehende Veränderungen erfuhr der Schädel im Laufe der Stammesgeschichte. Zu den auffallendsten Eigentümlichkeiten gehört die Ausbildung mächtiger Luftzellen im Frontale und die mit der Ausbildung der Stoßzähne in Verbindung stehende Verschiebung der Nasenlöcher nach oben.

Ein weitverbreiteter Irrtum ist das angebliche Fehlen der Markhöhlen in den Extremitätenknochen, deren Vorhandensein durch einen Querschnitt sofort nachweisbar ist. Die Ulna ist sehr kräftig, am Unterende sogar stärker als der Radius. Die Carpalia stehen ursprünglich »alternierend«, später in »serialer« Anordnung.

Heute leben die Rüsseltiere nur im tropischen Südasien und in Afrika, waren jedoch in früherer Zeit weit verbreitet und lebten in der Eiszeit in ganz Eurasien bis zum nördlichen Eismeer, in Nordamerika mit Ausnahme des Nordostens, waren in Südamerika bis nach Argentinien verbreitet und gingen hoch in die Anden hinauf. Die Heimat und das Entstehungszentrum der Rüsseltiere ist Afrika; von hier gelangten sie im Oberoligozän nach Asien, im Untermiozän nach Europa und im Mittelmiozän nach Nordamerika; zuletzt wanderten sie von Nordamerika im Pliozän nach Südamerika ein.

Die älteste Proboscidiergattung ist Moeritherium (Fig. 151) aus dem Obereozän und Unteroligozän Ägyptens. Ob die vor kurzem aus dem Oberoligozän Ostindiens beschriebenen Reste wirklich zu Moeritherium oder zu einer aus ihr hervorgegangenen Gattung gehören, ist einstweilen noch nicht vollkommen sichergestellt.

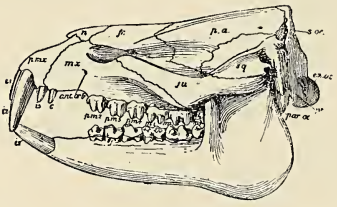


Fig. 151. Schädel von Moeritherium Lyonsi, rekonstruiert. — Obereozän des Fayûm, Ägypten. $^1/_{10}$ natürlicher Größe. (Nach C. W. Andrews.)

Das Gebiß von Moeritherium ist zwar nicht mehr vollständig, umfaßt aber noch immer viel mehr Elemente als das Gebiß jüngerer Rüsseltiere $\left(\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}\right)$. Aus dieser Formel ist ersichtlich, daß bereits die vorderen Prämolaren verloren gegangen sind, ebenso wie der untere letzte Schneidezahn und der untere Eckzahn. Hingegen sind das obere und untere zweite Schneidezahnpaar beträchtlich vergrößert und das obere hauerartig. Die Prämolaren und Molaren sind oligobunodont oder oligolophodont, d. h. sie weisen entweder eine geringe Zahl von Höckern (vier) oder Jochen (zwei) auf. Die Kronenhöhe ist noch immer sehr gering. Das Schädeldach ist niedrig und der Jochbogen ladet nach den Seiten hin weit aus. Die Gattung Moeritherium erreichte die Größe eines Tapirs.

Eine zweite Rüsseltiergattung, Barytherium aus dem Obereozän Ägyptens (Fig. 152), welche bisher nur durch wenige Reste vertreten ist, erinnert in der Größe und dem Baue des Kiefers an Dinotherium, unterscheidet sich aber von diesem in erster Linie durch den fast horizontal abstehenden Stoßzahn sowie durch das

Vorhandensein zweier kräftiger, nach unten abstehender Höcker des Unterkiefers. Die Symphyse ist sehr lang, der aufsteigende Kieferabschnitt sehr hoch und steil.

Die Backenzähne gleichen in der allgemeinen Gestalt — sie sind oligolophodont — denen der Dinotheriiden. Vielleicht ist Barytherium der Vertreter eines Seitenzweiges des Dinotheriidenstammes.

Bei den Dinotheriiden ist das Gebiß sehr stark reduziert; alle oberen Schneidezähne, die oberen und unteren Eckzähne, ferner der untere erste und dritte Schneidezahn, endlich die beiden ersten oberen und unteren Prämolaren sind verloren gegangen, so daß die Gebißformel lautet: $\frac{0 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3}$. Der Unterkiefer ist ungemein massiv; seine Symphyse ist in fast rechtem Winkel nach unten umgebogen und trägt jederseits einen mächtigen Stoßzahn, der nach hinten umgebogen ist (Fig. 153).

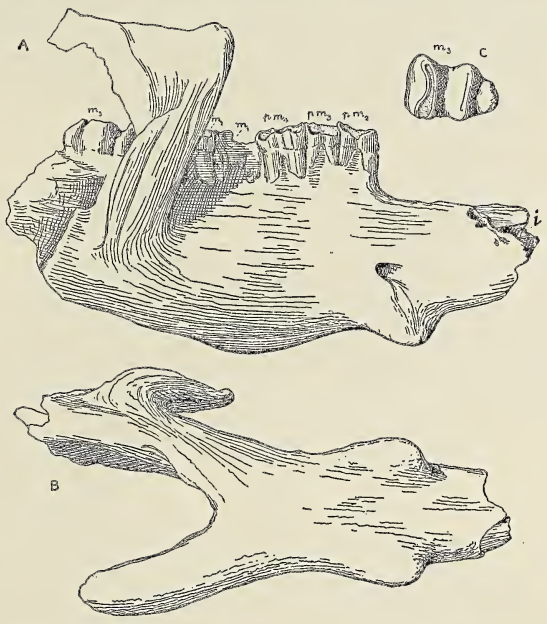


Fig. 152. Barytherium grave, Obereozän des Fayûm, Ägypten. A Unterkiefer von rechts, B von unten, C letzter unterer linker $M\overline{3}$; in $^1/_9$ natürlicher Größe. (Nach C. W. Andrews.)

Die Backenzähne sind zweijochig mit Ausnahme des ersten oberen und unteren Molaren, der drei Joche trägt; die Zähne stehen in geschlossener Reihe, und der Zahnwechsel findet in normaler Weise statt. Bisher ist nur eine Gattung, Dinotherium, aus Südasien, Europa und Afrika bekannt, deren geologische Verbreitung vom Untermiozän bis zum Unterpliozän reicht. Die älteste Dinotheriumart ist im Untermiozän von Karungu am Victoria-Nyanza entdeckt worden (Dinotherium Hobleyi); im Mittelmiozän Europas und Indiens traten kleine Arten auf (Dinotherium bavaricum in Mitteleuropa und D. indicum in Ostindien), bis im Unterpliozän

riesige Formen wie D. giganteum und das größte aller Dinotherien, D. gigantissimum in Rumänien erscheinen. Aus späterer Zeit sind keine Dinotherien bekannt; sie scheinen um dieselbe Zeit in Europa und Asien erloschen zu sein.

Im Oligozän Ägyptens ist vor etwa zehn Jahren eine Gattung entdeckt worden, deren Fund das größte Aufsehen erregte. Es ist dies die in vielen Punkten primitive Gattung Palaeomastodon, bei welcher jedoch bereits die Entwicklungswege eingeschlagen sind, die zu den Tetrabelodontiden und Elefanten führen. Der Unterkiefer besitzt eine stark verlängerte Symphyse, an deren Vorderende die horizontal aus den Kiefern vorragenden Schneidezähne stehen, die dem zweiten Schneidezahnpaare von Moeritherium entsprechen. Die beiden Schneidezähne schließen enge aneinander und bilden eine Art Schaufel, die wahrscheinlich zum Ausgraben und Ausheben von Wurzeln u. dgl. diente. Im Baue der Backenzähne steht Palaeomastodon der Gattung Tetrabelodon sehr nahe.

Fig. 153. Schädel von Dinotherium giganteum aus dem Unterpliozän von Eppelsheim bei Mainz. (Nach einem Gipsabgusse des Originals.)

Die Zahnformel von Palaeomastodon ist $\frac{1 \cdot 0 \cdot \frac{3}{2} \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3}$ und zwar sind die hinteren Prämolaren ebenso wie die Molaren dreijochig, bunodont und brachyodont. Die oberen Schneidezähne sind kurz,

nach abwärts gekrümmt und schleifen die unteren Schneidezähne nicht an. Der hohe, kurze Schädel besitzt einen scharfen Scheitelkamm (»Sagittalcrista«). Wahrscheinlich ist Palaeomastodon aus dem bunodonten Moeritherium Lyonsi hervorgegangen. Da die Stoßzähne des Unterkiefers ganz flachgedrückt sind, unterscheiden sie sich sehr wesentlich von den im Querschnitt ovalen bis runden Stoßzähnen von Tetrabelodon usf., woraus zu entnehmen ist, daß Palaeomastodon nicht der Ahne von Tetrabelodon ist.

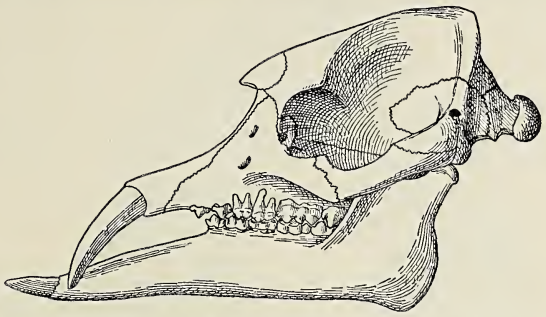


Fig. 154. Schädel von Palaeomastodon Beadnelli. Unteroligozän des Fayûm (Ägypten). $^1/_{12}$ natürl. Größe. (Nach C. W. Andrews.)

Die Familie der Elefanten (Elephantidae) ist vor allem durch den Besitz mächtiger Stoßzähne gekennzeichnet, welche den zweiten Schneidezahnpaaren entsprechen.

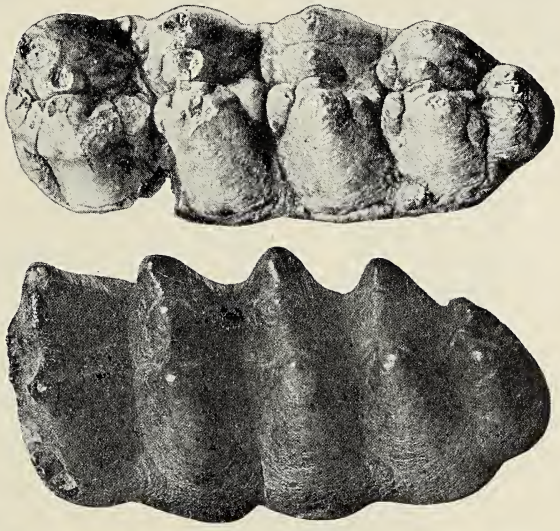


Fig. 155. a letzter unterer linker Molar ($M\underline{3}$) von Tetrabelodon angustidens. Miozän der Herzegowina (suider Typus). Zahnlänge 165 mm. (Nach A. Hofmann, 1909.)

b letzter oberer Molar ($M\overline{3}$) von Mastodon americanum. Plistozän von Maryland, Nordamerika (tapiroider Typus). Zahnlänge 180 mm. (Nach F. A. Lucas, 1906.)

Die unteren Stoßzähne sind stets kleiner gewesen als die oberen, haben aber, namentlich bei den Arten mit stark verlängertem Unterkiefer (z. B. Tetrabelodon angustidens, Tetrabelodon dinotherioide), eine wichtige Rolle als Werkzeuge bei der Nahrungsaufnahme gespielt. In dem Maße, als der Rüssel an Länge zunahm, wurden die unteren Stoßzähne überflüssig; sie

verkümmern schrittweise und beginnen schon bei den jungtertiären Formen zu verschwinden, bis sie bei den echten Elefanten ganz verloren gegangen sind. Gleichzeitig mit dem Schwunde der unteren Stoßzähne nehmen die oberen immer mehr an Stärke und Länge zu, bis sie bei Formen wie Tetrabelodon arvernense aus dem Oberpliozän Süd- und Mitteleuropas eine enorme Länge erreichen; alle anderen Elefantenarten übertrifft jedoch der nord-

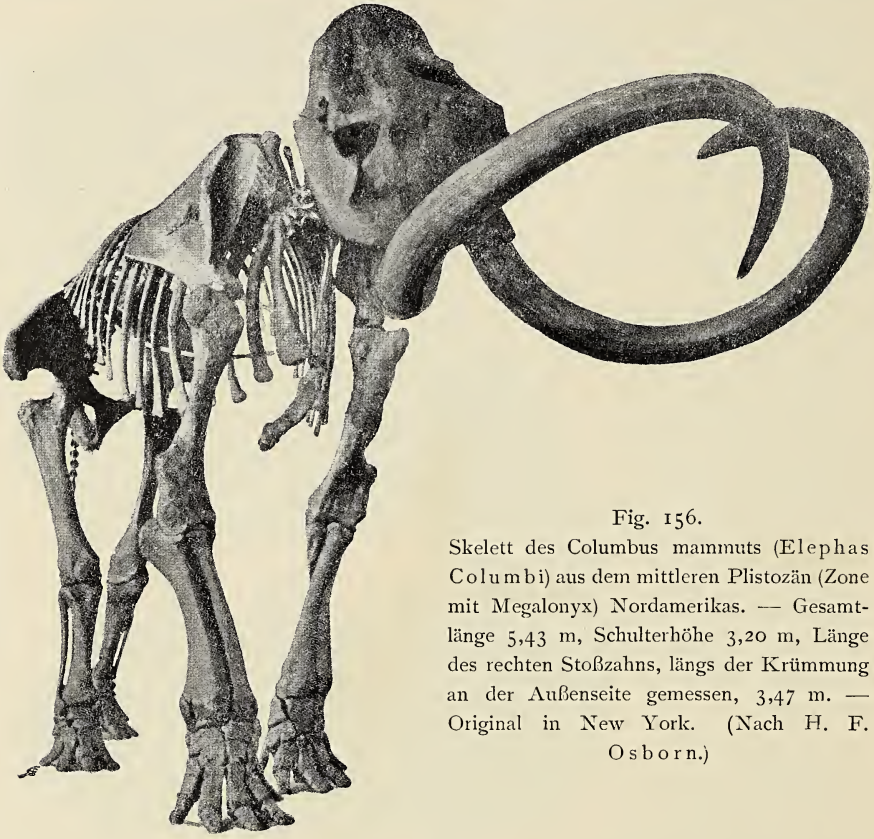
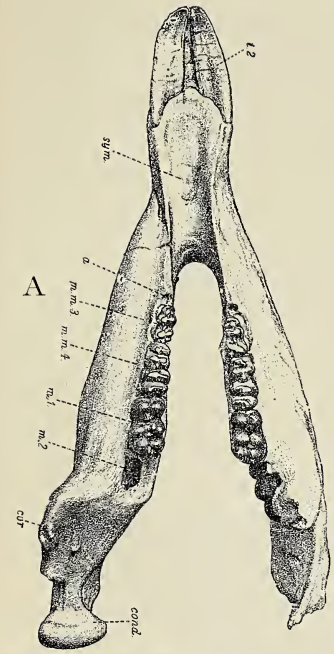


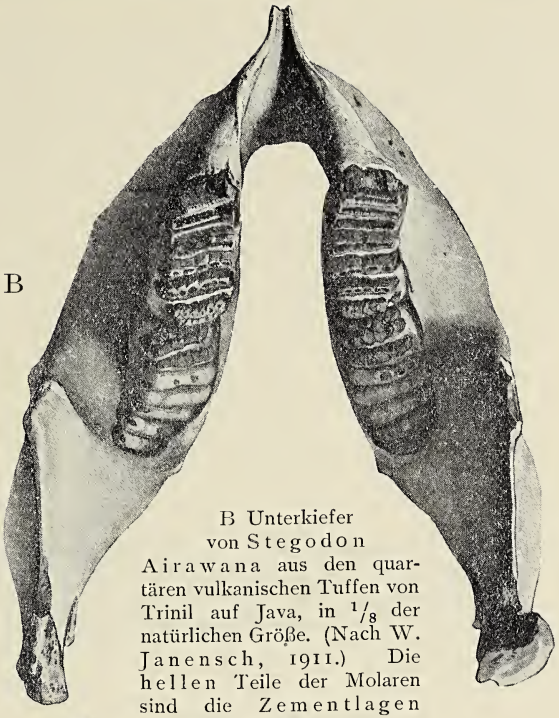
Fig. 156.
Skelett des Columbus mammuts (Elephas Columbi) aus dem mittleren Plistozän (Zone mit Megalonyx) Nordamerikas. — Gesamtlänge 5,43 m, Schulterhöhe 3,20 m, Länge des rechten Stoßzahns, längs der Krümmung an der Außenseite gemessen, 3,47 m. — Original in New York. (Nach H. F. Osborn.)

amerikanische Elephas Columbi (Fig. 156) in der mächtigen Entwicklung der spiralig eingerollten Stoßzähne, welche hier bereits jede Bedeutung als Werkzeug oder Waffe vollständig verloren haben.

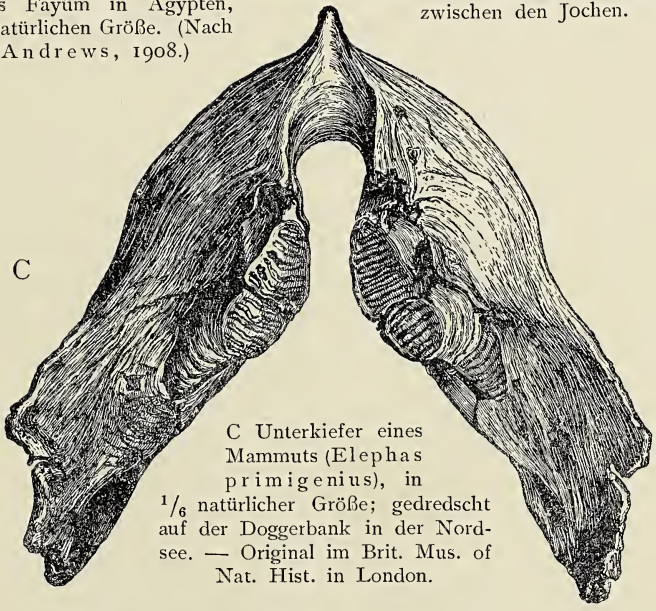
Die Backenzähne waren ursprünglich entweder Höckerzähne (»suider Typus«) oder Jochzähne (»tapiroider Typus«); aus den Backenzahnformen, die zuerst nur wenige Querjoche umfaßten, entwickelten sich zunächst vieljochige (polylophodonte) Typen, und aus diesen ging durch immer vermehrte Neubildung am Hinter-



A Unterkiefer von Palaeomastodon Wintoni aus dem Unteroligozän des Fayûm in Ägypten, in $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Nach C. W. Andrews, 1908.)



B Unterkiefer von Stegodon Airawana aus den quartären vulkanischen Tuffen von Trinil auf Java, in $^1/_8$ der natürlichen Größe. (Nach W. Janensch, 1911.) Die hellen Teile der Molaren sind die Zementlagen zwischen den Jochen.



C Unterkiefer eines Mammuts (Elephas primigenius), in $^1/_6$ natürlicher Größe; gedredscht auf der Doggerbank in der Nordsee. — Original im Brit. Mus. of Nat. Hist. in London.

Fig. 157. Drei Proboscidierunterkiefer (A Palaeomastodon, B Stegodon, C Elephas), deren Vergleich zeigt, daß die phylogenetisch tiefer stehenden Elefanten einen längeren Unterkiefer besaßen. Das schnabelartig vorspringende Unterkieferende beim Mammut ist das letzte Rudiment der bei Tetrabelodon weit vorspringenden Symphysenregion.

rande der Backenzähne der Backenzahntypus hervor, bei dem es (beim Mammut, Elephas primigenius) schließlich zu einer Zahl von nicht weniger als 27 Querjochen im letzten oberen Molaren kommt, ein Typus, den man als »hyperlophodont« bezeichnen kann und der sein Gegenstück im Molaren einzelner Nagetiergattungen wie Hydrochoerus (Fig. 158) findet.

Der Zahnwechsel ist bei den ältesten Elefanten noch normal, aber im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung werden die Prämolaren des Ersatzgebisses unterdrückt, so daß nur die Milchbackenzähne zur Entwicklung kommen. Bei den ältesten Gattungen stehen die Backenzähne noch gleichzeitig, d. h. nebeneinander in Funktion; die Verkürzung der Kiefer und Vergrößerung der Zähne führt jedoch dazu, daß die Zähne schließlich

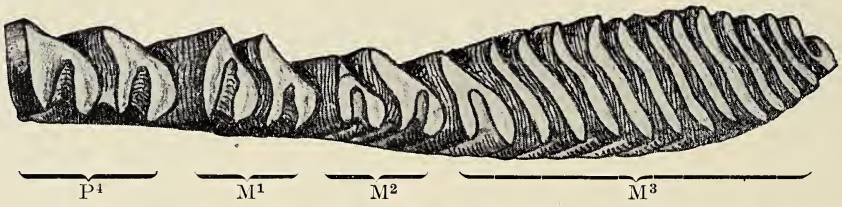


Fig. 158. Die vier Backenzähne des rechten Oberkiefers eines großen Nagetiers, Hydrochoerus tarijensis, aus dem Plistozän des Tales von Tarija in Bolivien. Natürliche Größe. Die zahlreichen Joche des letzten Molaren erinnern an Elefantenmolaren. (Nach F. Ameghino, 1902.)

erst nacheinander in Funktion treten, indem die Backenzähne zuerst am Vorderende abgenutzt werden und die nachrückenden Zähne langsam vordringen, bis auch der letzte Rest des vorhergehenden Zahnes aus dem Kiefer verschwunden ist und der nächstfolgende seinen Platz eingenommen hat. Dieser Ersatz der Backenzähne nimmt viele Jahre in Anspruch, so daß der letzte Molar des Elefanten erst ungefähr im 30. Lebensjahre in die Kaufläche einrückt.

Die Gattung Tetrabelodon (früher meistens als Mastodon bezeichnet) umfaßt eine große Zahl von Arten, die sich auf Europa, Afrika, Südasien, Nordamerika und Südamerika verteilen. Die ältesten Tetrabelodonarten sind aus dem Untermiozän bekannt (T. pygmaeum aus dem Cartennien = Untermiozän von Algier und aus dem Burdigalien = Untermiozän von Europa); in der Gaj-Series der ostindischen Tertiärbildungen (Bugti Hills) tritt Tetrabelodon (= Hemimastodon) crepusculi auf. Aus Tetrabelodon pygmaeum

ging in Afrika und Europa das mittelmiozäne Tetrabelodon angustidens hervor, aus dem sich zwei Reihen voneinander abzweigten; einerseits blieb die Entwicklungsrichtung der Höckerzähne, also der bunodonten Molaren, beibehalten und es bildete sich der Stamm der bunodonten Tetrabelodonten weiter aus, anderseits aber entwickelten sich aus den Höckerzähnen von Tetrabelodon angustidens Jochzahntypen, welche sich zu der lophodonten Reihe zusammenschlossen (Fig. 155). Diese letztere ist es, aus welcher die heute lebenden Elefanten hervorgegangen sind, während die bunodonte Reihe in der Eiszeit erlosch.

Schon bei Tetrabelodon angustidens zeigen manche Individuen einen mehr lophodonten als bunodonten Typus der Backenzähne, der sich über Mastodon tapiroide und Mastodon Borsoni aus dem UnterpliozänEuropas in einen Stamm fortsetzt, der mit Mastodon americanum in der Eiszeit Nordamerikas erlischt. Funde aus Rußland, welche M. Pavlow beschrieb, scheinen dafür zu sprechen, daß dieser Stamm in Europa entstand, da einzelne der als Mastodon Borsoni beschriebenen Zähne eine auffallende Ähnlichkeit mit dem nordamerikanischen Mastodon americanum aufweisen, das in der Eiszeit ausstarb.

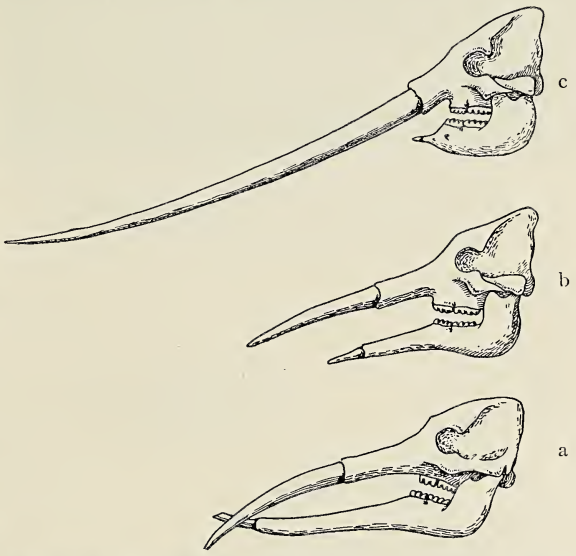


Fig. 159. Ahnenreihe von Tetrabelodon arvernense. a Tetrabelodon angustidens. Miozän Nordafrikas und Europas. (Nach C. W. Andrews). b Tetrabelodon longirostre. Unterpliozän Europas. (Nach O. Abel.) c Tetrabelodon arvernense. Oberpliozän Europas. (Nach O. Abel.)

Die bunodonten Formen, die man auch unter dem Sammelnamen »Bunolophodon« vereinigt hat, führen in geschlossener Ahnenreihe von Tetrabelodon angustidens (Mittelmiozän und Obermiozän Europas) zu T. longirostre (Unterpliozän Europas) und erlöschen mit T. arvernense im Oberpliozän Europas.

Ein anderer Seitenzweig dieser bunodonten Formen wanderte

im Miozän nach Nordamerika aus (T. productum, Fig. 160), führte zu dem merkwürdigen T. dinotherioide (Fig. 161) aus dem obersten Pliozän von Kansas, das durch seine weit herabgebogene Unterkiefersymphyse auffällt, und erlischt mit den südamerikanischen Arten aus der Eiszeit der Anden (Tetrabelodon Humboldti, T. andium). Auch aus den Diamantseifen Südafrikas ist ein Zahn bekannt, der in diese Verwandtschaft gehört, der erste bis jetzt bekannte Rest eines Tetrabelodontiden aus dem Tertiär (oder Quartär?) Südafrikas.

Fig. 160. Schädel von Tetrabelodon productum aus dem Miozän Nordamerikas. (Nach H. F. Osborn.)

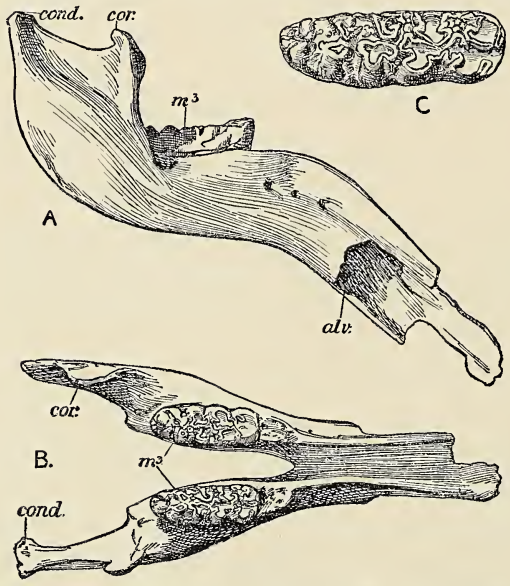


Fig. 161. Tetrabelodon dinotherioide aus dem obersten Pliozän von NW-Kansas. A Unterkiefer von der Seite, B von oben in $^1/_{18}$ natürlicher Größe. C unterer letzter rechter Molar in $^1/_9$ natürlicher Größe. (Nach C. W. Andrews, 1909.)

Daß die Entwicklung der aus Tetrabelodon angustidens hervorgegangenen Nachkommen in zwei divergenten Wegen verlief, hängt mit der verschiedenen Art der Nahrungszerkleinerung zusammen. Die Funktion der höckerzähnigen Tetrabelodonten war im wesentlichen eine mahlende (wie bei den Schweinen) im Gegensatze zu der zerquetschenden Funktion der jochzähnigen Backenzähne (wie bei den Tapiren). Aus den

Jochzahnformen sind über Tetrabelodon latidens die echten Elefanten entstanden.

Die ersten Elefanten erscheinen zuerst mit der Untergattung Stegodon im Pliozän Ostindiens, die auch im Quartär von Java auftritt. Bei Stegodon sind, wie dies auch in der Reihe der bunodonten Elefanten bei Tetrabelodon arvernense und unter den lophodonten bei Mastodon americanum der Fall ist, die unteren Stoßzähne bereits verkümmert (Fig. 163 und 157 B). Die Molaren sind polylophodont geworden, und zwar steigert sich die Anzahl der Joche, das Höhenwachstum des Zahns (»Hypsodontie«) und die Zementausfüllung in den Tälern zwischen den Jochen von Stufe zu Stufe (Fig. 162, 164 und 157 B).

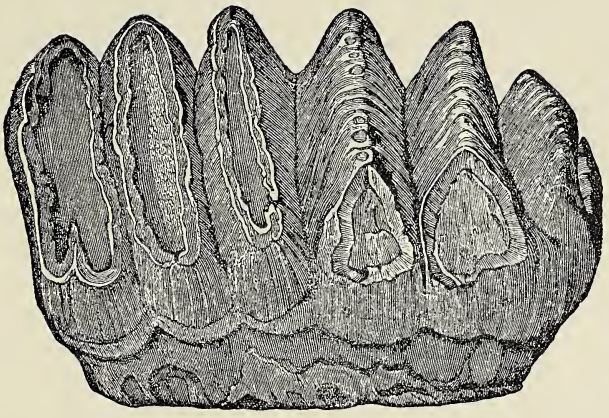


Fig. 162. Oberer Molar von Stegodon Clifti aus dem Pliozän der Siwalik Hills in Ostindien. $^1/_2$ natürliche Größe. (Nach W. Clift.)

Aus den Stegodonten gingen noch im Mittelpliozän die Untergattungen Euelephas und Loxodon hervor; der indische Elefant gehört der ersten Stammlinie, der afrikanische der zweiten an. Neben anderen wichtigen Unterschieden zwischen Euelephas maximus (indischer Elefant) und Loxodon africanum (afrikanischer Elefant) ist namentlich der Gegensatz in der Form und im Baue der Molaren sehr auffallend (Fig. 167).

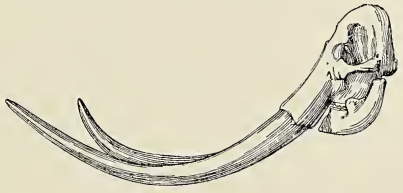


Fig. 163. Schädel von Stegodon ganesa aus dem Pliozän der Siwalik Hills, Indien. $^1/_{64}$ natürlicher Größe. Aus dem Guide to the Fossil Mammals and Birds, Brit. Mus. Nat. Hist. London, 1909.

Im Oberpliozän Europas tritt Elephas (Archidiscodon) meridionalis auf, das größte Landsäugetier, das jemals lebte. Der »Südelefant« ist im Pliozän Oberitaliens und Frankreichs

häufig, er ist aber auch in anderen Gegenden Mitteleuropas, ja sogar in England nachgewiesen worden. Das Museum des Jardin des Plantes in Paris bewahrt ein prachtvoll erhaltenes, vollständiges Skelett aus dem Pliozän von Gard in Südfrankreich. Die Schulterhöhe der größten Exemplare erreichte ungefähr 5 m.

Elephas meridionalis ist als der Nachkomme von Elephas planifrons zu betrachten, der aus dem Pliozän Ostindiens und seit kurzem auch aus dem Pliozän Niederösterreichs bekannt ist.

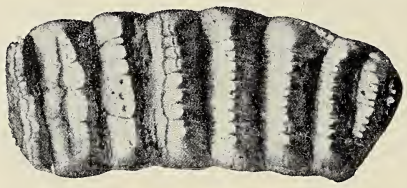


Fig. 164. Molar von Stegodon insigne. Oberpliozän von Fokien, China. $^1/_6$ natürl. Größe. (Nach M. Schlosser.)

Etwas später erscheint in Europa Elephas (Loxodon) antiquus, der einer ganz anderen Stammesreihe als das Mammut angehört. Verwandt mit E. antiquus scheinen die kleinen »Zwergelefanten« der Mittelmeerinseln zu sein, die im Plistozän auf Malta, Sizilien, Cypern und Kreta lebten (Elephas mnaidriensis in Sizilien, E. melitensis und mnaidriensis auf Malta, E, cypriotes auf Cypern, E. creticus auf Kreta). Auch aus Algier ist ein fossiler Zwergelefant bekannt

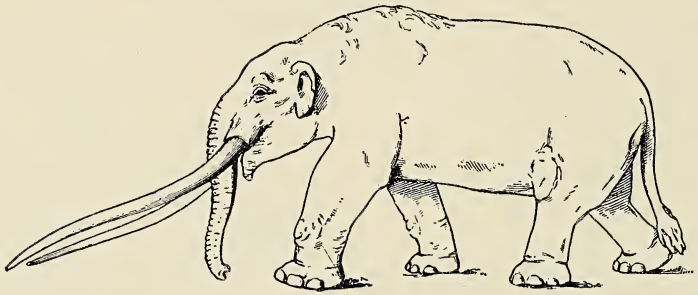


Fig. 165. Rekonstruktion von Tetrabelodon arvernense aus dem Pliozän Europas, in $^1/_{72}$ natürlicher Größe. (Nach H. F. Osborn, 1910.)

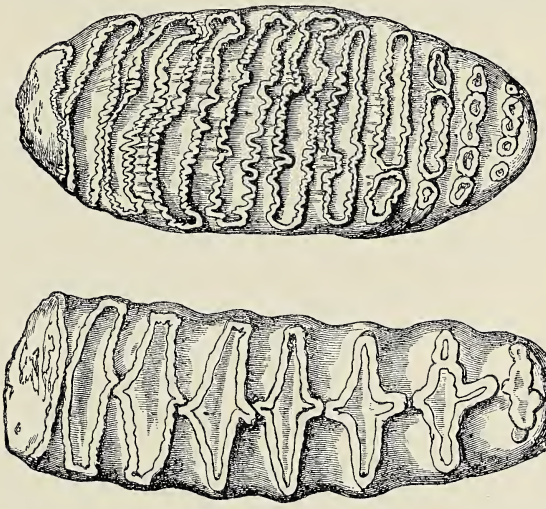
(E. jolensis). Indessen scheinen diese zahlreichen Namen sich auf Reste von nur zwei verschiedenen Arten zu beziehen, wie dies G. Schlesinger vor kurzem dargelegt hat (E. Falconeri und E. melitensis).

Das Mammut (Elephas primigenius) ging aus der Stammform E. meridionalis über die Zwischenform E. trogontherii hervor; das nordamerikanische Mammut (E. Columbi) vertritt einen anderen, gleichfalls auf E. trogontherii zurückreichenden Stamm.

Der indische Elefant (Euelephas maximus) ist wahrscheinlich aus Elephas planifrons über eine indische Zwischenform (E. hysudricus) hervorgegangen.

Der afrikanische Elefant (Loxodon africanum) stellt das lebende Endglied einer Reihe dar, die gleichfalls von Elephas planifrons ausging. Die Zwischenform ist Elephas (Loxodon) priscus.

Bei der Wichtigkeit der vier Arten: Elephas meridionalis, E. antiquus, E. trogontherii und E. primigenius mögen die Unterschiede der Molaren dieser Arten hier angeführt werden. (Nach Wolfgang Soergel, 1912, gekürzt):



A

B

Fig. 167. A oberer Molar des indischen Elefanten (Euelephas maximus).
B oberer Molar des afrikanischen Elefanten (Loxodon africanum).
Ungefähr $^1/_3$ natürlicher Größe. (Nach R. Owen.)

1. E. meridionalis (Fig. 168). Niedrige, meist breite M mit wenig Schmelzlamellen. Breite Schmelzfiguren, oft unregelmäßig verzerrt, mit vielen groben Zacken; Schmelzfiguren und Zementintervalle sehr lang, Schmelz stark. Form der Kaufläche meist oval rundlich. Lamellenformel des letzten M: $\frac{M^3\ 11\text{-}15}{M_3\ 11\text{-}13(15?)}$

2. E. antiquus (Fig. 169). Hohe, schmale M; Zahl der Schmelzbüchsen größer als bei meridionalis; Schmelzfiguren regelmäßig, rhombisch, mitunter fast rechteckig; Schmelzfiguren und Zementintervalle meist lang. Schmelz stark, gefältelt, häufig über das Zement herausragend; Kauflächenform schmal, rechteckig, bandförmig.

Lamellenformel des M_3: $\frac{M^3\ 14\text{-}19}{M_3\ 15\text{-}20\ (?)}$

3. E. trogontherii (Fig. 170). Sehr variable Zwischenform. M. meist hoch und schmal, mitunter auch niedrig und breit;

Fig. 168. Oberer linker Molar des »Südelefanten«, Elephas meridionalis, aus dem Pliozän von Gentilly bei Paris. — Länge der Kaufläche 19 cm. (Nach A. Laville, 1906.)

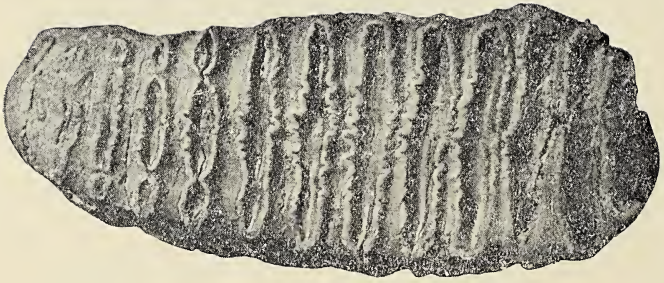


Fig. 169. Oberer letzter linker Molar von Elephas antiquus aus den Sanden der ersten Zwischeneiszeit von Mosbach bei Wiesbaden, Deutschland. Ungefähr $^1/_3$ der natürlichen Größe. (Nach W. Soergel, 1912.)

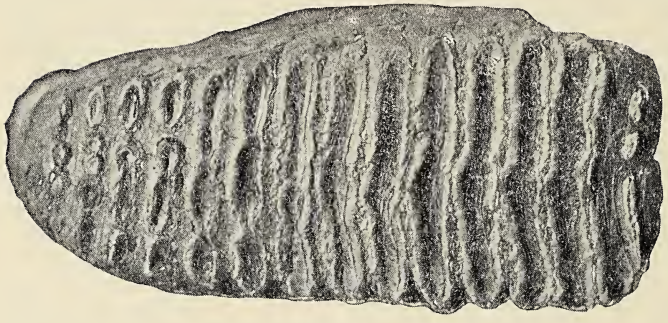


Fig. 170. Oberer letzter recht. Molar von Elephas trogontherii aus den Schottern der ersten Zwischeneiszeit von Süßenborn bei Weimar. Ungefähr $^1/_3$ der natürlichen Größe. (Nach W. Soergel, 1912.)

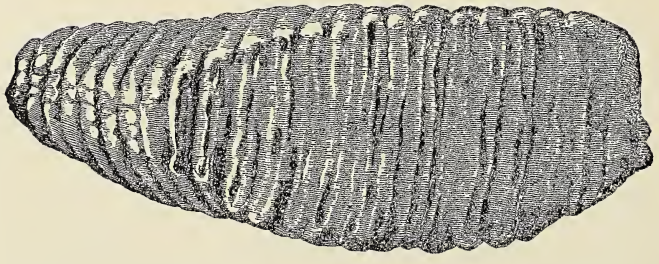


Fig. 171. Kaufläche des letzten oberen Molaren eines Mammut (Elephas primigenius), der auf der Doggerbank in der Nordsee gedredscht wurde. $^1/_4$ der natürl. Größe. Original im British Museum of Natural History in London. (Aus »A Guide to the Fossil Mammals and Birds etc.«, London 1909).

Zahl der Schmelzbüchsen wie bei antiquus, manchmal etwas mehr. Schmelzfiguren meist regulär, breit bandförmig, selten etwas rhombisch. Länge der Schmelzfiguren und Zementintervalle schwankend, je nachdem die betreffende Zwischenform dem Stammvater E. meridionalis oder dem jüngeren E. primigenius näher steht. Schmelzstärke schwankend. Form der Kaufläche teils oval, teils birnenförmig bis rechteckig. Lamellenformel wie bei E. antiquus.

4. E. primigenius (Mammut) (Fig. 171). M. hoch, breit oder ziemlich schmal. Zahl der Schmelzbüchsen von allen vier Arten

Fig. 172. Seitenansicht eines oberen Molaren von Elephas Columbi aus dem Plistozän von Afton (Indianerterritorium) von Maryland, U. S. A. Stark verkleinert. AB = Kaufläche. (Nach F. A. Lucas, 1906.)

am größten. Schmelzfiguren schmale Bänder, median oft aufgebauscht, selten rhombisch. Schmelzfiguren und Zementintervalle sehr kurz. Schmelz sehr dünn. Form der Kaufläche oval, selten rechteckig. Lamellenformel des M 3: $\frac{M^3\ 18\text{-}27}{M_3\ 18\text{-}24}$

Das eiszeitliche Mammut wird im südlichen Nordamerika durch einen gewaltigen Elefanten, Elephas imperator, vertreten;

im mittleren Nordamerika lebte E. Columbi (Fig. 156 und 172), während E. primigenius nur im nördlichen Teile Nordamerikas verbreitet war.

Das Mammut ist das häufigste und darum das bekannteste unter den großen Säugetieren der Vorwelt. Knochen und Zähne sind überall in den Lößgegenden Mittel- und Nordeuropas häufig; im Eisboden Sibiriens und auf den der Nordküste Asiens vorgelagerten Inseln sind Mammutreste in solchen Mengen erhalten, daß, wenigstens in früherer Zeit, jährlich 20000 Kilo Mammutstoß-

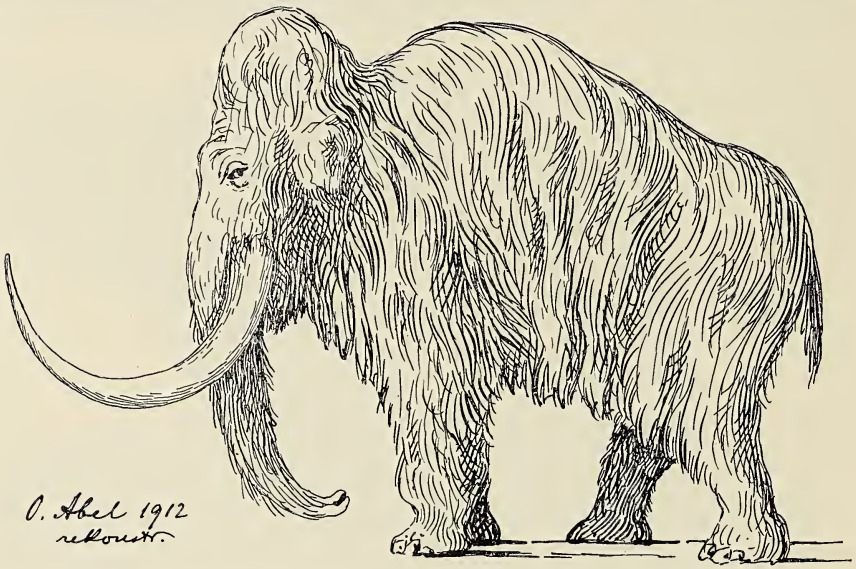


Fig. 166. Rekonstruktion des eiszeitlichen Mammuts (Elephas primigenius) auf Grundlage der sibirischen Funde und der Zeichnungen des palaeolithischen Menschen an den Wänden französischer Höhlen, auf Zahnstücken usw. Die Stoßzahnkrümmung ist hier so dargestellt, wie sie an den meisten mitteleuropäischen Funden zu beobachten ist.

zähne von gewerbsmäßigen Sammlern als Elfenbein in den Handel gebracht wurden. Ein einziger Sammler aus Irkutsk soll im Jahre 1821 10000 Kilo Mammutstoßzähne auf den neusibirischen Inseln gesammelt haben, und nach v. Baer geht dieses Sammeln fossilen Elfenbeins bis in das Altertum zurück. Gegenwärtig ist freilich diese Ziffer sehr bedeutend zurückgegangen. Nach den Feststellungen russischer Forscher sollen seit 250 Jahren nicht weniger als 20000 bis 25000 Mammute in Sibirien entdeckt worden sein, soweit sich dies aus der Zahl der gesammelten Stoßzähne berechnen läßt. Man darf also ohne Übertreibung sagen, daß die

Zahl der bisher in Nordasien entdeckten Mammutreste eine ungeheure ist. Aber auch in Europa gibt es einzelne Fundstellen, an denen die Zähne und Knochen des Mammut haufenweise beisammenliegen, und selbst der Boden der Nordsee ist im Bereiche der Doggerbank mit einer gewaltigen Menge von Mammutresten übersät, welche beim Austernfischen in die Netze gelangen. Zwischen 1820 und 1833 sind an dieser Stelle nicht weniger als 2000 Backenzähne des Mammuts im Bereiche der Doggerbank aus dem Meere gefischt worden (Fig. 171), und man darf daraus wohl einen Schluß auf die Zahl der Reste ziehen, welche noch auf dem Meeresboden begraben liegen. Auch auf dem europäischen Festlande sind, freilich nur vereinzelt, zahlreiche Mammutreste auf kleinem Raume entdeckt worden, wie 1816 am Seelberg bei Cannstatt, im Löß von Emmendingen, in Belgien usw. »Derartige Anhäufungen von Elefantenresten[1]) kennen wir auch aus Afrika, wo die Buren, aber besonders die Eingeborenen, an schlammigen Tümpeln mit großem Erfolg nach dem Elfenbein toter Tiere gesucht haben und heute noch suchen. Es handelt sich hier, wie die überwiegende Anzahl alter Tiere zeigt, um Sterbeplätze, die von kranken und altersschwachen Tieren aufgesucht werden. Daß bei dem Emmendinger Fund gerade nur die Zähne erhalten sind, begreift sich leicht aus der Tatsache, daß den Atmosphärilien ausgesetzte Knochen sehr schnell völlig vergehen . . .« (W. Soergel, 1912).

Bei der außerordentlichen Häufigkeit der in den plistozänen Ablagerungen Europas, vor allem im Löß, verstreuten Mammutreste kann es uns nicht wundernehmen, wenn schon unsere Vorfahren bei Anlage von Kellern, Festungsgräben, Kanälen usw. auf Knochen und Zähne dieser Tiere stießen. Es hat aber sehr lange gedauert, bis die Gelehrten erkannten, daß es sich um Reste eines vorzeitlichen Elefanten handle. Fast ausnahmslos wurden die Knochen und Zähne Riesen zugeschrieben; man dachte da nicht nur an den heiligen Christophorus, sondern auch an die Riesen Gog und Magog, den König Teutobochus usw. Viele »riesenhafte Helden« des Altertums und die Sagen von Giganten und Titanen, der Kyklopen usw. gehen zweifellos auf Funde vorzeitlicher Elefantenknochen zurück, und ich habe vor kurzem dargelegt, daß die Sage vom Kyklopen Polyphem höchstwahrscheinlich auf den Fund eines Zwergelefantenschädels in einer sizilianischen Knochenhöhle durch Seefahrer der homerischen Zeit zurückgeht.

[1]) Dies bezieht sich auf Reste des rezenten afrikanischen Elefanten.

Die mit dem Elefanten unbekannten ersten Entdecker eines Elefantenschädels mochten vor allem durch die mitten auf der Stirne stehende Nasenöffnung (vergl. z. B. Fig. 3, S. 9) auf den Gedanken gebracht worden sein, daß dieser vermeintliche »Riese« nur ein einziges Auge in der Mitte der Stirne besaß. Nachweisbar gehen fast alle Riesensagen des Mittelalters und der späteren Zeit bis in das XVII. und XVIII. Jahrhundert auf Funde fossiler Elefanten und zwar besonders auf Mammutfunde zurück, wie der Riesenfund in Krems im Jahre 1645 oder der Riesenfund in Wien im Jahre 1443, der wahrscheinlich dem »Riesentor« des Stefansdomes seinen Namen gegeben hat, da nach den Untersuchungen von E. Sueß Jahrhunderte hindurch ein Oberschenkelknochen des Mammuts mit der aufgemalten Jahreszahl 1443 am Portale der Kirche befestigt war.

Man hat häufig die Vermutung ausgesprochen, daß das Mammut durch den Eiszeitmenschen ausgerottet worden ist, dessen Zeitgenosse es bis in die Kulturstufe des Magdalénien, der letzten Stufe der paläolithischen Zeit, gewesen ist, um dann in Europa zu erlöschen. In Nordasien scheint es dagegen in noch viel späterer Zeit gelebt zu haben.

Vom Aussehen des Mammuts können wir uns nicht nur aus den zum Teil noch gut erhaltenen Kadavern aus dem Eisboden Sibiriens (vergl. Fig. 3) ein gutes Bild machen, sondern es liegen auch zahlreiche, überraschend charakteristische Zeichnungen des Eiszeitmenschen an den Wänden französischer Höhlen usw. vor, welche dieses Tier darstellen. Alle Darstellungen zeigen einen sehr stark entwickelten Rückenhöcker, der wohl als Fettbuckel anzusehen ist und dessen Vorhandensein aus den sibirischen Kadavern nicht zu erschließen war. Der Körper war mit einem dichten rotbraunen Fell bedeckt, das namentlich am Halse und an der Schulter in dichten, verfilzten Strähnen herabhing. Die in den Museen aufgestellten Skelette bringen die Gliedmaßenstellung nicht richtig zum Ausdruck; besonders die St. Petersburger Skelette sind unrichtig montiert. Die neue Rekonstruktion (Fig. 166) gibt meine Auffassung von dem Aussehen des Mammutes wieder; die Stoßzahnkrümmung ist hier nicht so stark wie bei den sibirischen Funden, bei denen die Stoßzähne einen extrem hohen Grad spiraliger Einrollung zeigen.

Vor dem Aussterben des Mammutes in Europa sind unverkennbare Anzeichen seiner Degeneration aufgetreten; die letzten Mammute waren viel kleiner als jene aus früheren Stufen der Eis-

zeit, und die jüngsten und letzten Vertreter des europäischen Mammuts aus dem Schotter der letzten Vergletscherungsperiode des Bodensees sind von W. Soergel geradezu als Zwergformen bezeichnet worden. Obwohl der Eiszeitmensch das Mammut jagte, das auch einer sehr großen Familie mehr als eine ausreichende Mahlzeit bieten konnte (er hat meist Fallgrubenfang betrieben, wie z. B. die Verhältnisse am Hundssteige bei Krems a. D. zeigen), so hat er doch dieses Tier nicht ausgerottet und auch wohl kaum ausrotten können; das Mammut ist, wie Soergel vor kurzem überzeugend dargelegt hat, ohne

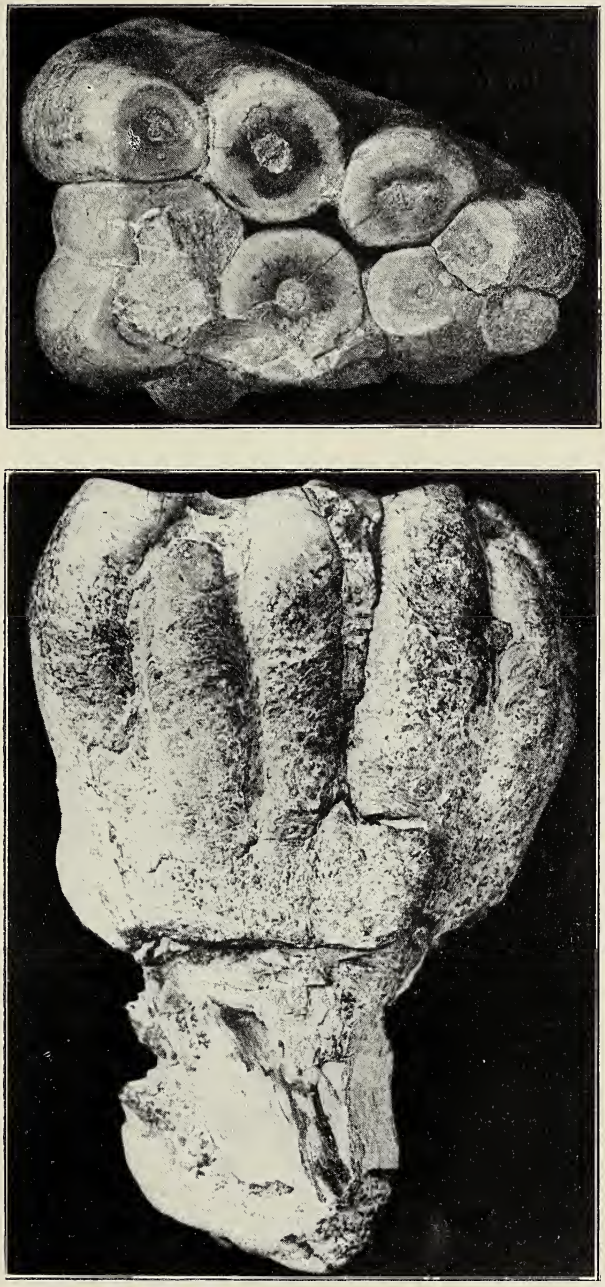


Fig. 173. Molar des Oberkiefers von Desmostylus hesperus (aus dem in Fig. 174 abgebildeten Schädel von Togari in Japan) in natürlicher Größe. Oben: von der Kaufläche, unten: von der Seite gesehen. (Nach S. Joshiwara und J. Iwasaki.)

Zutun des Menschen in Europa und ebenso in Asien, dort aber erst später, erloschen.

Im oberen marinen Tertiär (Pliozän?) oder Plistozän von Californien und Oregon, sowie im marinen Miozän (?) von Japan sind Reste eines sehr merkwürdigen Säugetiers entdeckt worden, dessen systematische Stellung längere Zeit hindurch unsicher war. Die auffallendsten Merkmale zeigt das Gebiß. Die Zwischenkiefer tragen je einen nach vorne gerichteten Stoßzahn, der Unterkiefer jederseits zwei und zwar einen großen äußeren und einen kleineren inneren (ähnlich wie Hippopotamus). Die Backenzähne sind hochgradig hypsodont und bestehen aus locker aneinandergefügten Zylindern mit dickem Schmelzbelag; wahrscheinlich besteht jeder Backenzahn (Fig. 173) aus 12 bis 15 solcher Zylinder, die in zwei longitudinalen Reihen angeordnet sind. Die Zahl der Backenzähne ist unsicher, da der Schädel (Fig. 174) aus der Provinz Mino (Japan) einem jungen Tiere angehörte. Wahrscheinlich war das Gebiß im Backenzahnabschnitt vollständig. Der Schädel ist sehr schmal und

Fig. 174. Schädel von Desmostylus hesperus aus dem Miozän (?) von Togari in Kanigori (Provinz Mino), Japan, in $^1/_5$ natürlicher Größe, von oben gesehen. (Nach S. Joshiwara und J. Iwasaki.)

niedrig, die Schnauze gerade nach vorne gestreckt und verlängert. Alle Merkmale weisen darauf hin, daß dieses Tier einem einseitig spezialisierten Seitenzweig der Proboscidier angehörte, der wahrscheinlich an das Meeresleben angepaßt war. Es ist nur eine Gattung bekannt, Desmostylus (D. hesperus Marsh 1888 = »A New Fossil Mammal of Japan« Joshiwara & Iwasaki 1902). Mit Sirenen (Seekühen) besitzt dieses Tier keine näheren Beziehungen und ist als Vertreter der Familie Desmostylidae den Proboscidiern einzureihen.

Die vorzeitlichen Sirenen.

Die Seekühe (Sirenia) wurden in früherer Zeit als ein Stamm der »Cetomorphen« betrachtet und mit den Walen in einer Gruppe vereinigt. Seit langem ist jedoch erkannt worden, daß sie mit den Walen nicht im entferntesten verwandt sind, ebensowenig wie mit den Robben, und daß sie als ein an das Meeresleben angepaßter Zweig der Huftiere betrachtet werden müssen.

Unter den Huftieren stehen die Seekühe den Rüsseltieren am nächsten und dürften gemeinsame Vorfahren besitzen.

Ursprünglich hatten die Seekühe, deren Gebiß heute hochgradig spezialisiert ist, ein vollständiges Gebiß mit vollem Zahnwechsel $\left(\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}\right)$. Überreste von Sirenen im Mitteleozän Ägyptens haben uns über die älteste Geschichte dieser Gruppe wertvolle Aufschlüsse gebracht.

Zunächst verkümmerten die Prämolaren des Ersatzgebisses und zwar begann die Reduktion mit dem letzten Prämolaren und schritt langsam im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung gegen die vorderen Prämolaren fort, bis im Miozän auch der letzte Prämolar verschwand.

Die oberen Molaren waren ursprünglich sechshöckerig (mit Hypocon) und zwar waren alle Höcker V-förmig; die Molaren waren bunodont und brachyodont. Wir haben also die Seekühe von Vorfahren mit ähnlichen Molarentypen abzuleiten; wahrscheinlich ist die Wurzel der Sirenen in einer Gruppe der Protungulaten zu suchen, ebenso wie die Wurzel des Proboscidierstammes. Die ursprüngliche Molarenform, die wir bei den ältesten Sirenen aus dem Mitteleozän Ägyptens finden, ist noch heute beim Lamantin (Manatus) erhalten, während die Familie der Dugonge (Halicoridae) einen anderen Spezialisationsweg der Molaren einschlug, der zu

Zahntypen führte, wie ihn die Schweine oder die bunodonten Proboscidier zeigen.

Die unteren Molaren waren ursprünglich sehr einfach gebaut; an den vierhöckerigen Hauptteil schloß sich ein kräftiges Talonid an. Auch diese Form ist noch heute bei Manatus fast unverändert erhalten geblieben.

Die Prämolaren waren ursprünglich kegelförmig und einwurzelig; an der Hinterwand standen innen und außen je zwei übereinander liegende Höcker (somit war der Zahn fünfhöckerig);

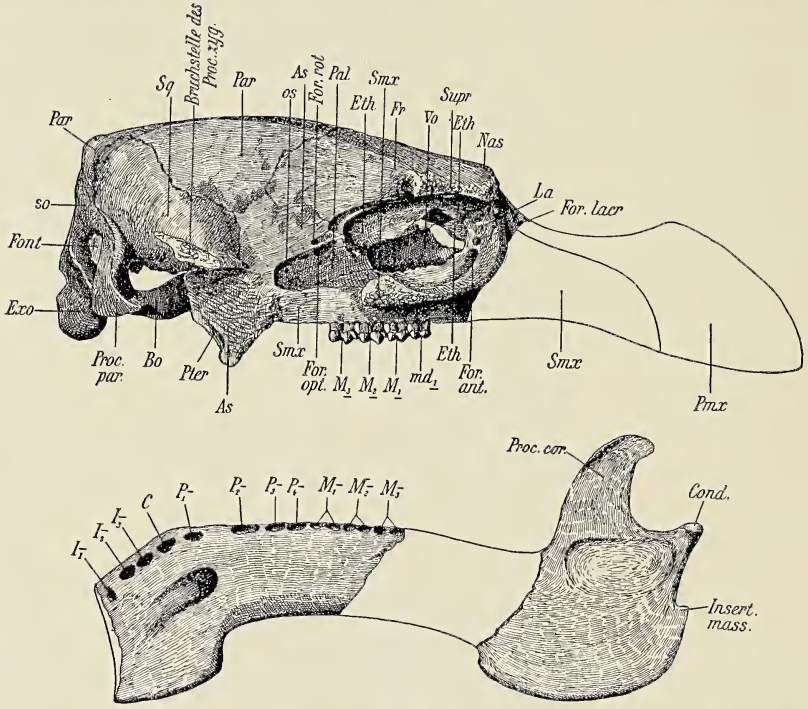


Fig. 175. Eotherium aegyptiacum aus dem Mitteleozän Ägyptens. Schädel von rechts, Unterkiefer von links. $^1/_3$ natürlicher Größe. (O. Abel, 1912.)

später lösten sich die Höcker der Hinterwand in zwei perlschnurartig gekörnte Leisten auf.

Durch die Unterdrückung der Prämolaren des Ersatzgebisses bleiben bei den jüngeren Halicoriden die Milchzähne bis zur gänzlichen Abnutzung in der Kaufläche stehen; bei den Manatiden findet dagegen ein ununterbrochener Ersatz der Backenzähne statt, wie er in der Geschichte der Säugetiere ohne Beispiel ist. Jederseits stehen beim lebenden Lamantin elf Molaren in jedem Kiefer,

so daß gleichzeitig 44 Molaren in Tätigkeit sind; die Erneuerung geschieht am Hinterende der Zahnreihe, wo in großen Keimsäcken immer wieder neue Molaren gebildet werden. Die Gesamtzahl der während des ganzen Lebens gebildeten Molaren von Manatus ist auf 180 berechnet worden.

Im Unterkiefer verschwinden die fünf vordersten Zähne schon im Obereozän (bei Eosiren), waren aber bei dem mitteleozänen Eotherium noch in Funktion. Embryonal werden sie auch bei den heute lebenden Arten angelegt, so daß auf dem abgeknickten Symphysenteil des Unterkiefers die Alveolen der drei Schneidezähne, des Eckzahns und des vordersten Prämolaren auch noch beim erwachsenen Tiere sichtbar sind.

Bei den Halicoriden ist der obere erste Schneidezahn als Stoßzahn entwickelt; bei den Manatiden ist der Zwischenkiefer zahnlos. Bei den jüngeren Halicoriden ist der vordere Kieferabschnitt stark herabgebogen, was bei den älteren Halicoriden und den Manatiden nicht der Fall ist.

Die Nasenbeine waren ursprünglich groß, verkümmerten aber bald und sind bei den lebenden Formen hochgradig rudimentär; das Tränenbein besaß bei Eotherium noch einen weiten Tränenkanal, der den lebenden Formen fehlt. Das Gehirn ist stets einfach gebaut, bei den lebenden Gattungen ein wenig höher entwickelt wie bei den tertiären.

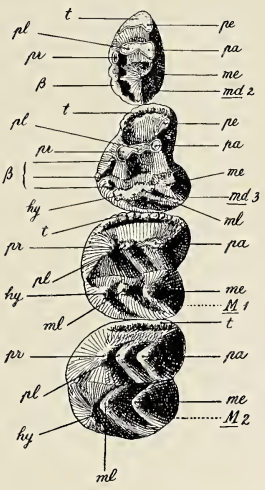


Fig. 176. Linke Backenzähne (die drei Milchmolaren und der erste Molar) von Mesosiren Dolloi. Mitteleozän von Vicenza, Oberitalien. Natürliche Größe. (Nach O. Abel, 1906.)

Das Skelett fällt durch eine merkwürdige Strukturveränderung der Knochen, namentlich der Rippen auf, die eine dichte, elfenbeinartige Beschaffenheit zeigen; die sogenannten Haversischen Kanäle sind bei den am meisten von dieser Strukturveränderung (»Pachyostose«) betroffenen Knochen (z. B. Rippen) ganz verschwunden. Den höchsten Grad dieser Pachyostose finden wir bei den oligozänen, miozänen und pliozänen Sirenen.

Die Arme sind zu Flossen verwandelt, die Hinterbeine und das Becken verkümmert, und namentlich bei den jüngsten Formen (bei

Halicore, dann bei der im 18. Jahrhundert erloschenen »Stellerschen Seekuh« Rhytina Stelleri und bei Manatus) hochgradig rudimentär. Die Sirenen sind seit dem Mitteleozän an das Meeresleben angepaßt, haben aber mit Ausnahme weniger Merkmale seit dieser Zeit keine durchgreifenden Veränderungen erfahren. Die beiden Familien der Halicoriden und Manatiden sind schon seit früher Zeit voneinander getrennt. Das Entstehungszentrum der Sirenen war die Mittelmeerregion, wo sie seit dem Oberpliozän erloschen sind; heute leben die Manatiden im Gebiete des Atlantik, die Halicoriden im Roten Meere, Indik und Pazifik; Rhytina ist auf die

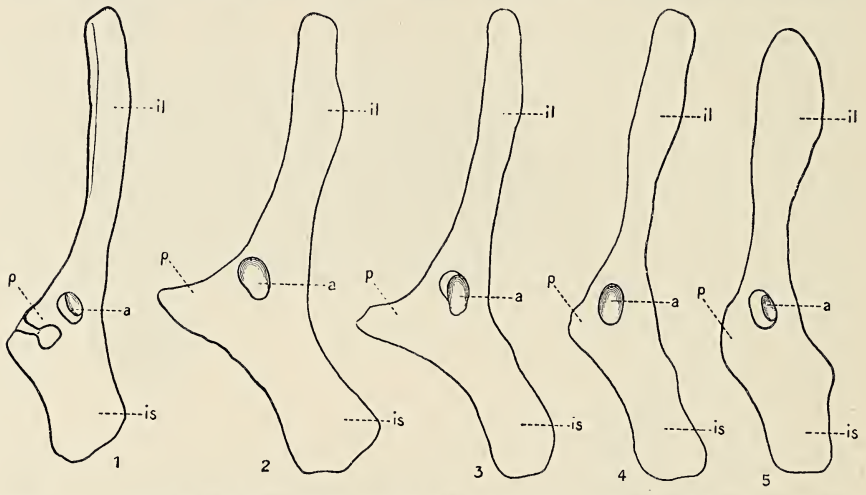


Fig. 177. 1—5: Linke Hüftbeine von Halitherium Schinzi aus dem mitteloligozänen Meeressande des Mainzer Beckens. — Ein Vergleich der fünf Hüftbeinrudimente zeigt die große Variabilität des Beckenrestes, wie dies bei rudimentär werdenden Bildungen häufig zu beobachten ist. (Nach O. Schmidtgen, 1912.)

Behringsinsel beschränkt gewesen und in der zweiten Hälfte des XVIII. Jahrhunderts erloschen. Die Familie der Halicoriden oder Dugonge geht bis auf das mitteleozäne Eotherium aus Ägypten zurück. Von den Gattungen Mesosiren und Paraliosiren aus dem Eozän Oberitaliens sind nur unvollständige Reste bekannt. Die mitteleozäne Gattung Protosiren (aus der unteren Mokattamstufe von Kairo) führt zu einem Seitenaste der Halicoriden, der im Obereozän durch Archaeosiren (aus dem Fayûm) vertreten ist und im Miozän Belgiens mit Miosiren erlischt.

An Eotherium schließt sich unmittelbar die obereozäne Gattung Eosiren an (obere Mokattamstufe des Fayûm), die mit dem oberitalienischen Prototherium den Übergang zu der im Oligozän

Mitteleuropas häufigen Gattung Halitherium bildet; aus Halitherium ging im Miozän die Gattung Metaxytherium hervor, deren Reste in küstennahen Ablagerungen des europäischen Miozänmeeres nicht selten gefunden werden, und aus dieser die Gattung Felsinotherium (im Pliozän Frankreichs und Oberitaliens).

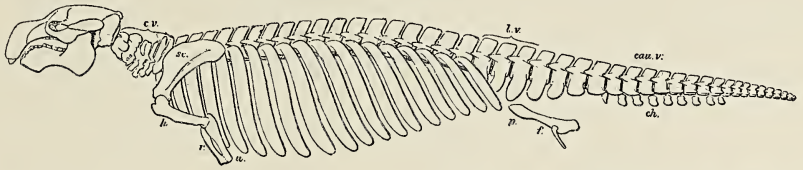


Fig. 178. Skelett von Halitherium Schinzi. Mitteloligozän von Mainz. $^1/_{25}$ natürlicher Größe. cv Halswirbel, d Brustwirbel, lv Lendenwirbel, cauv Schwanzwirbel, sc Scapula, h Humerus, r Radius, u Ulna, p Becken, f Femur, ch Haemapophysen. (Aus dem Guide to the Foss. Mamm. and Birds, Brit. Mus. Nat. Hist. London, 1909.)

Bei dieser Reihe der Halitheriinae lassen sich die durch die Anpassung an das Wasserleben bedingten Veränderungen des Skelettes und die Umformung des Gebisses Schritt für Schritt verfolgen; Eotherium, Eosiren, Prototherium, Halitherium, Metaxythe-

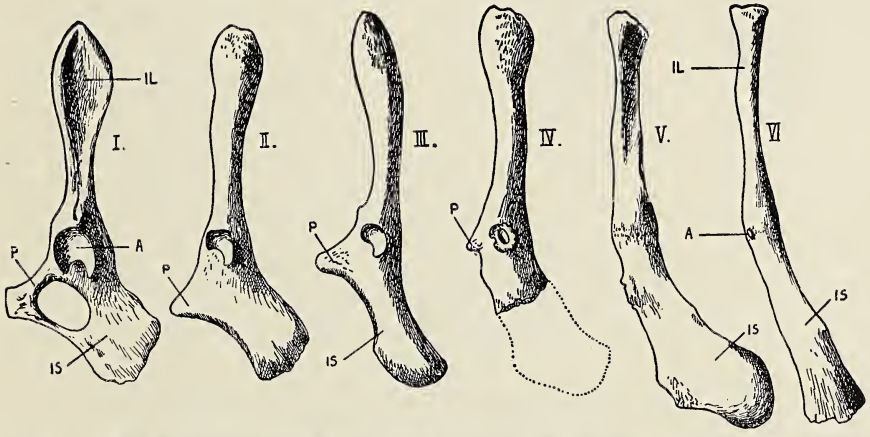


Fig. 179. Die stufenweise Reduktion der Hüftbeine der Sirenen. I Eotherium. Mitteleozän. II Eosiren. Obereozän. III Halitherium. Oligozän. IV Metaxytherium. Miozän. V Halicore dugong. Holozän. VI Halicore tabernaculi. Holozän. IL Ilium, P Pubis, Is Ischium, A Acetabulum. (Nach O. Abel, 1906.)

rium und Felsinotherium bilden eine geschlossene Ahnenreihe, die im oberen Pliozän ausstirbt. Außer dem Seitenzweig der Archaeosireninae ist noch ein weiterer Seitenzweig zu verfolgen, die Rhytiodinae, welche mit der merkwürdigen Gattung Rhytiodus im Miozän Frankreichs aussterben.

Die lebende Gattung Halicore gehört einem weiteren Seitenzweige, den Halicorinae an, der sich von dem Hauptstamme aus dem Mittelmeere frühzeitig abgetrennt haben muß. Nahe verwandt mit dem Dugong ist die bereits erloschene Rhytina von der Behringsinsel, bei welcher das ganze Gebiß verkümmert war. Auch der Dugong geht in der Gegenwart langsam, aber sicher seinem Aussterben entgegen.

Die zweite Familie der Seekühe, die Lamantine (Manatidae) haben ihren ältesten Vertreter in Prorastomus aus dem Eozän Jamaikas, der durch starke Entwicklung des oberen Eckzahns auffällt; er ist wahrscheinlich nicht der direkte Ahne von Manatus, wohl aber ist dies Manatherium aus dem belgischen Oligozän. Einige dürftige fossile Reste aus dem Miozän Nordamerikas gehören zu den Manatiden.

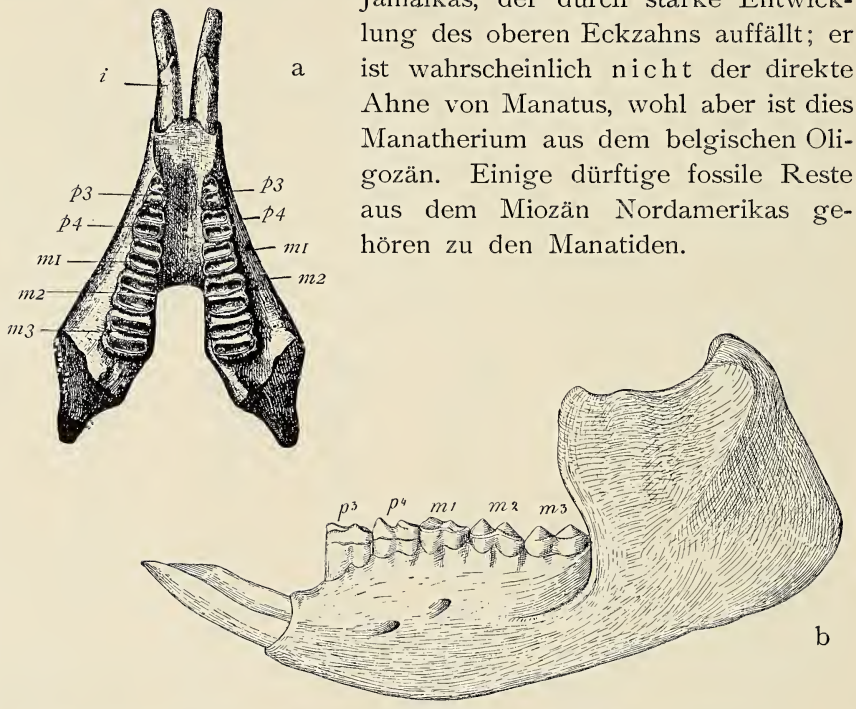


Fig. 180. Unterkiefer von Pyrotherium Sorondoi, Miozän Patagoniens. a in $^1/_{12}$, b in $^1/_8$ natürlicher Größe. (Nach F. Ameghino.)

Die erloschenen Huftierstämme Südamerikas.

Im unteren Eozän sind aus Nordamerika einige primitive Huftiere nach Südamerika eingewandert. Kurze Zeit danach wurde die Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika unterbrochen und erst viel später, im Pliozän, wieder hergestellt. Während dieses langen Zeitraums, in dem Südamerika von allen anderen Weltteilen gänzlich abgeschnitten war, hat sich aus den eingewanderten Prot-

ungulaten, von denen wir bisher nur die Bunolitopternidae etwas genauer kennen, eine Fülle von verschiedenen Ungulaten entwickelt, die sich von den übrigen zum Teile sehr auffallend unterscheiden, zum Teile aber auch zu Formen entwickelten, die uns auf den ersten Blick an nordamerikanische und altweltliche Huftiertypen erinnern. Alle südamerikanischen Huftierstämme haben sich jedoch ganz selbständig entwickelt, und die Ähnlichkeiten, die da und dort mit altweltlichen und nordamerikanischen Typen zu bestehen scheinen, sind nur oberflächlicher Natur.

Keine einzige Art dieser einstmals überaus formenreich gewesenen, blühenden Stämme hat die Eiszeit überlebt. Fast scheint es, als ob ihr Aussterben mit dem Einbruche der neuen Einwanderer aus Nordamerika im Pliozän in unmittelbarem Zusammenhange steht. Mit verschiedenen Säugetieren drangen auch große Raubtiere über die Landenge von Panama nach Südamerika ein, welche während der Blütezeit der südamerikanischen Huftierstämme vollständig gefehlt haben; was wir von raubtierartigen Formen aus dieser Zeit kennen, sind ausnahmslos Beuteltiere gewesen, deren größte Formen nur die Größe eines Beutelwolfs erreichten. Die lebenden Beutelwölfe sind nächtliche Räuber und vermögen mitunter an den Schafherden in Tasmanien beträchtlichen Schaden anzurichten, aber sie können sich mit den großen und gewaltigen Raubtieren, die im Tertiär Nordamerikas und der alten Welt lebten, kaum messen. Als nun diese Räuber im Pliozän in Südamerika einbrachen, scheinen sie unter den aller Verteidigungskämpfe entwöhnten und durch lange Ungestörtheit verweichlichten einheimischen Huftierstämmen fürchterlich gehaust zu haben, denn von diesem Momente an werden die einheimischen Stämme artenärmer und verschwinden in der Eiszeit gänzlich vom Schauplatze.

Die südamerikanischen Huftierstämme zerfallen in drei scharf geschiedene Ordnungen: Pyrotheria, Notoungulata und Litopterna.

Die Pyrotheria sind auf das Tertiär Patagoniens beschränkt und sind noch vor dem Einbruche der nordamerikanischen Einwanderer ausgestorben. Sie erreichten die Größe von Elefanten und wurden wegen der allgemeinen Ähnlichkeit der Molaren mit den Molaren der Dinotherien für einen Seitenzweig des Proboscidierstammes gehalten. Später dachte man, als vollständigere Reste bekannt wurden, an Beziehungen zu Diprotodon; aber neuere Untersuchungen haben unzweifelhaft die Huftiernatur der Pyro-

theria sowie ihre selbständige Stellung im Rahmen der Ungulaten dargelegt.

Der Schädel ist zwar nur sehr unvollständig bekannt, muß aber auffallend kurz gewesen sein, da die Backenzähne knapp hinter den Schneidezähnen beginnen; die Augenhöhle liegt über

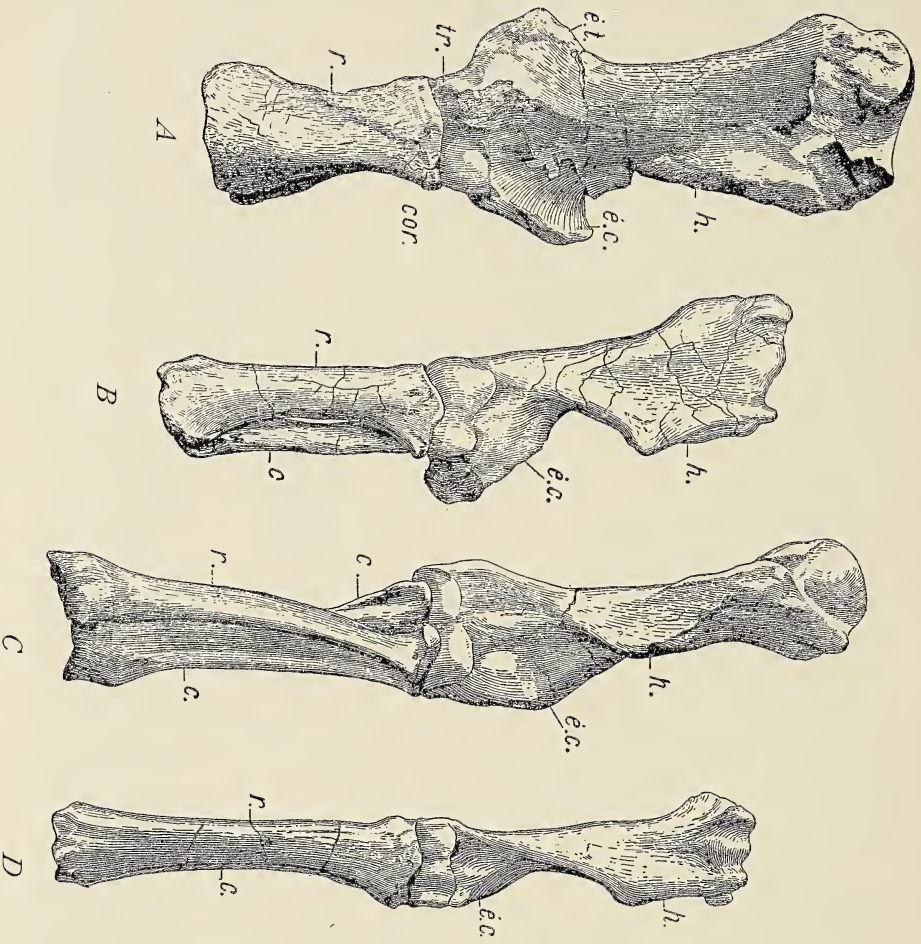


Fig. 181. Das Längenverhältnis zwischen Oberarm und Unterarm bei folgenden Huftieren (linker Arm):

A Pyrotherium Romeri. — Untermiozän Patagoniens. — $^1/_8$ der natürl. Gr.
B Rhinoceros pachygnathus. — Unterpliozän von Pikermi in Griechenland. — $^1/_8$ der natürl. Gr.
C Tetrabelodon angustidens. — Miozän von Sansan in Frankreich. — $^1/_{11}$ der natürl. Gr.
D Hipparion mediterraneum. — Unterpliozän von Pikermi in Griechenland. — $^1/_6$ der natürl. Gr.

(Nach A. Gaudry, 1906.)

dem vierten Prämolaren. Im oberen Gebiß waren keine Schneidezähne vorhanden, im Unterkiefer nur ein Paar.

Der Oberarm war bedeutend länger als der Unterarm, ebenso war der Oberschenkel länger als der Unterschenkel. Nach Gaudry sollen die Pyrotheria Grabtiere gewesen sein; ihre Größe scheint jedoch dagegen zu sprechen, wenigstens bei den jüngeren Formen.

Die Herkunft der Pyrotheria ist vollständig unaufgeklärt. Einige Merkmale nähern sie wohl den Rüsseltieren, aber es stehen diesen wieder andere gegenüber, so daß ihre Stellung unter den Ungulaten einstweilen noch unsicher ist. Die wichtigste Gattung ist Pyrotherium aus dem Untermiozän Argentiniens; die ältesten Vertreter dieser Ordnung (z. B. Carolozittelia) sind schon aus dem Untereozän Patagoniens bekannt.

Während wir in den Pyrotheria eine relativ formenarme und frühzeitig erloschene Gruppe vor uns haben, umfassen die Notoungulata die Hauptmasse und den Kern der südamerikanischen Huftierstämme. Sie erscheinen im Eozän und sterben in der Eiszeit aus.

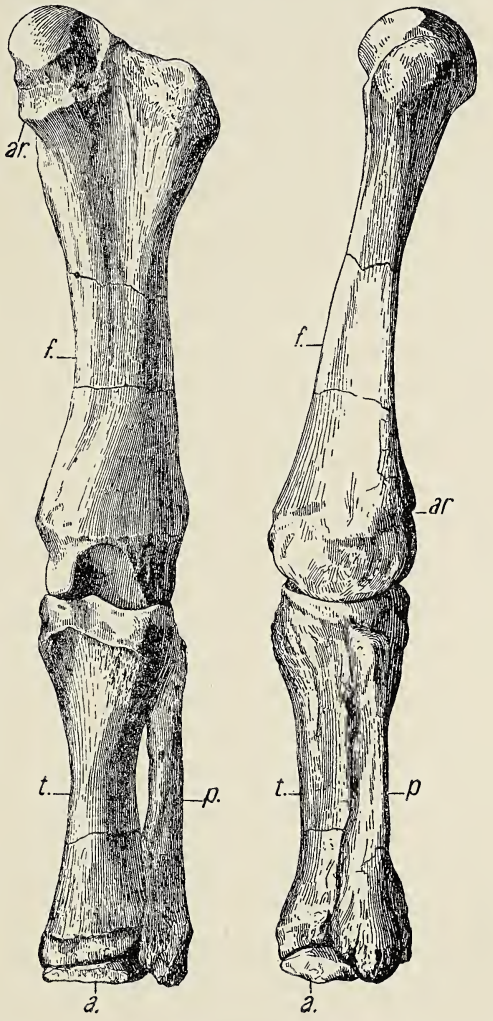


Fig. 182. Linker Hinterfuß von Pyrotherium Romeri aus dem Untermiozän Patagoniens, A von vorne, B von außen. $^1/_8$ der natürlichen Größe. (Nach A. Gaudry, 1906.)

Fassen wir die verbindenden Merkmale der im einzelnen sehr verschiedenen Notoungulaten zusammen, so sehen wir, daß

bei allen das Gebiß meist vollständig ist; häufig sind die Schneidezähne zu »Stoßzähnen« vergrößert; niemals treten Hörner oder Geweihe oder überhaupt größere Schädelprotuberanzen mit Ausnahme ganz schwacher Anschwellungen des Schädeldaches bei der Gattung Toxodon auf; die den Schneidezähnen folgenden Zähne gehen ohne scharfe Gegensätze ineinander über.

Bei den ältesten Gattungen sind die Zähne brachyodont, bei den jüngeren hypsodont, und es ist von hohem Interesse, hier eine Parallele zu den nordamerikanischen und altweltlichen Huftierstämmen feststellen zu können.

Die Molaren sind immer lophodont und zwar ist ein langes Außenjoch (»Ectoloph«), ein sehr schräg stehendes Vorjoch (»Protoloph«) und ein kurzes gerades Nachjoch (»Metaloph«) ausgebildet. Die einzelnen Zweige der Notoungulaten haben zwar bei der Spezialisation der Molaren abweichende Bahnen eingeschlagen, aber der Grundplan der Molaren ist doch stets derselbe.

Der Gesamthabitus der älteren Notoungulaten dürfte zwischen Klippschliefern und Nagern in der Mitte gestanden sein, aber sie sind keinesfalls mit den Nagern verwandt; der als »Nagezahn« zu deutende erste Schneidezahn der Notoungulaten ist in der Richtung von vorne nach hinten (»sagittal«) komprimiert und nicht wie bei den Nagetieren von innen nach außen (»mediolateral«). Ebenso können sie auch nicht mit den Klippschliefern verwandt sein, da diese ursprünglich bunodonte Molaren besaßen, die Notoungulata aber von Ahnen mit trituberkulären bzw. tuberkulosektorialen M abstammen.

Bei der weiteren Spezialisation des Gebisses wuchsen in die Täler der oberen Molaren von den Jochen aus Falten hinein, welche die gleiche Funktion wie Crista, Crochet und Antecrochet der Nashornmolaren besaßen; mitunter entwickelte sich an dem Hinterende der Krone noch ein drittes Querjoch aus einem besonderen Pfeiler. Die unteren Molaren sind aus zwei halbmondförmigen Falten aufgebaut, von denen die vordere mit einem Innenhöcker in Verbindung tritt. Auch auf der Innenseite des hinteren Halbmondes der unteren Molaren entwickelt sich ein Pfeiler, der aber meistens isoliert bleibt.

Die Gliedmaßen sind verschieden spezialisiert; ihr Bau scheint auf eine nähere Verwandtschaft mit primitiven Raubtieren hinzudeuten, während die Gliedmaßen der Protungulaten und jüngeren Ungulaten bereits in anderer Richtung spezialisiert sind.

Die Systematik ist noch nicht ganz geklärt. Wir sehen heute nur, daß sich im Kreise der Notoungulaten vier Stämme unterscheiden lassen, die in einer gemeinsamen Wurzel zusammenlaufen: Typotheria, Toxodontia, Entelonychia und Astrapotherioidea.

Die erste Unterordnung der Notoungulaten bilden die Typotheria, die vom Eozän bis zur Eiszeit lebten.

Im Habitus und namentlich im Vordergebiß ähneln sie den Nagern und Klippschliefern, sind aber mit ihnen nicht verwandt, und stellen einen ganz selbständig entwickelten Stamm dar.

Das Gebiß der Typotheria ist fast immer vollständig; die ersten Schneidezähne sind vergrößert, die beiden folgenden und der Eckzahn oben und unten verkleinert, und die Zähne des gesamten Gebisses gehen ohne scharfe Gegensätze ineinander über, wie z. B. Protypotherium australe zeigt. Ursprünglich waren die oberen Backenzähne lophodont und die unteren selenolophodont; die älteren Formen hatten sehr niedrige, die jüngeren sehr hohe Backenzähne.

Das auffallendste Merkmal des Schädels besteht in der starken Auftreibung der hinteren Schädelregion, die das Squamosum und Mastoideum umfaßt. Auf diese Weise entsteht in der Ohrregion eine Kapsel, die entweder hohl oder mit Luftzellen erfüllt ist, mit der knöchernen Gehörblase (Bulla) in Verbindung steht und den nach oben gerichteten äußeren Gehörgang umschließt. Wahrscheinlich haben diese Tiere große, aufrechtstehende Ohren besessen.

Der Bau der Molaren ist in mancher Hinsicht sehr eigentümlich. Die oberen Backenzähne sind bei den jüngeren Gattungen mit hohen (»hypsodonten«) Zähnen nach innen, die unteren aber nach außen gebogen; die Molaren bestehen aus zwei gleich großen Hälften, während die hintere Hälfte der Prämolaren kleiner ist.

Die erste Familie der Typotheria sind die Notopithecidae. Dies ist die Stammgruppe der Interatheriiden und Hegetotheriiden; sie ist auf das Eozän und Oligozän Patagoniens beschränkt. Das vollständige Gebiß war brachyodont. Die oberen Schneidezähne waren nicht spezialisiert und zwar waren die unteren Schneide- und Eckzähne meißelförmig, die oberen Schneidezähne, Eckzähne und ersten Prämolaren schneidend. Die Tiere waren sehr klein und erreichten etwa die Größe eines Hasen.

Die Notopitheciden gabelten sich in zwei Äste, die sich divergent entwickelten. Der erste wird durch eine Gruppe von Gattungen

repräsentiert, die als Interatheriidae (z. B. Protypotherium, Fig. 183 und 184, Interatherium, Fig. 186) zusammengefaßt werden; der untere erste Schneidezahn war bewurzelt, die übrigen Zähne prismatisch. Die hinteren Prämolaren blieben einfach und die beiden Unterschenkelknochen getrennt. Die wichtigsten Gattungen sind Protypotherium (Fig. 185) und Interatherium (Fig. 186) aus den Santa-Cruz-Beds (Miozän).

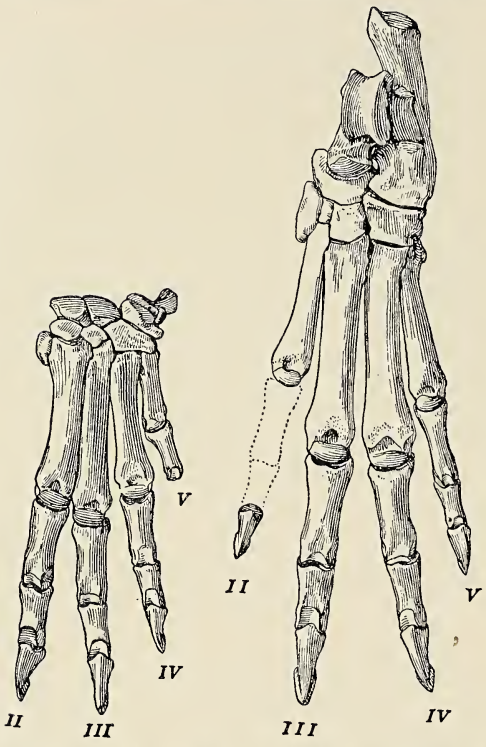


Fig. 183 und 184. Fig. 183 linker Vorderfuß und Fig. 184 linker Hinterfuß von Protypotherium australe aus dem Miozän Patagoniens (Santa-Cruz-Schichten), in $^3/_4$ natürlicher Größe. (Nach W. J. Sinclair, 1908.)

Die Hegetotheriidae (z. B. Hegetotherium, Fig. 187 und Pachyrukhos, Fig. 188) bilden den anderen, aus den Notopitheciden entsprossenen Zweig. Der obere erste Schneidezahn war schaufelartig geformt, in eigentümlicher Weise nach innen gebogen und stark vergrößert. Die beiden vorderen Schneidezahnpaare des Unterkiefers waren gleichfalls vergrößert, aber meißelförmig. Die hinteren Prämolaren glichen in Form und Bau den Molaren; Tibia und Fibula waren verwachsen.

Diesen Familien reiht sich die Gruppe der Typotheriidae an. Außer diesen unterschied F. Ameghino noch eine große Zahl weiterer Familien (Archaeopithecidae, Henricosborniidae, Pantostylopidae, Archaeohyracidae und Acoelodidae). Die ersten der drei genannten Familien sind voneinander kaum zu trennen; die »Archaeohyracidae« sind sicher die Ahnen von Typotherium und können daher wohl kaum von den Typotheriiden abgetrennt werden; endlich sind die Archaeopitheciden wieder die Ahnen der Archaeohyraciden. Es scheint mir, als ob es übersichtlicher wäre, nicht

zu viele Familien zu unterscheiden, sondern alle genannten Familien (mit Ausnahme der Acoelodidae, welche die Ahnen der Notohippiden sind) in der Familie der Typotheriiden zu vereinigen.

Ursprünglich hatten die Typotheriiden ein vollständiges und einfach gebautes Gebiß; bei den Gattungen Henricoosbornia, Archaeopithecus, Pantostylops, Othnielmarshia usw. waren die Prämolaren einfacher als die Molaren gebaut und die oberen Prämolaren dreieckig. Alle Backenzähne dieser kleinen Tiere, die etwa die Größe eines Kaninchens erreichten, hatten niedrige Zahnkronen.

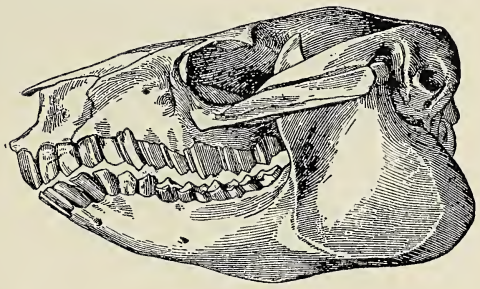


Fig. 185. Protypotherium australe, Miozän (Santa-Cruz-Schichten) Patagoniens. $^3/_5$ natürl. Größe. (Nach W. J. Sinclair.)

Aus diesen Formen gingen im Oligozän Argentiniens Formen wie Archaeohyrax hervor, der auch im Miozän Patagoniens lebte. Der Schädel näherte sich in seiner Gesamtform dem Schädel von Hegetotherium, besaß aber einen schlankeren Unterkiefer. Aus Archaeohyrax ging die Gattung Typotherium hervor, die in der Plistozänzeit Argentiniens häufig war (Fig. 189). Bei den jüngsten Gattungen dieses Stammes fehlen die beiden ersten oberen Schneidezahnpaare sowie das untere dritte Schneidezahnpaar; die oberen und unteren Eckzähne sind gleichfalls verloren gegangen, und auch der Prämolarenabschnitt weist starke Rückbildungen auf, da oben nur mehr die beiden letzten Prämolaren (P^3 und P^4), unten nur der letzte (P_4) erhalten sind. Auch hier sind an den hochspezialisierten Zähnen Erscheinungen zu beobachten, wie an hochspeziali-

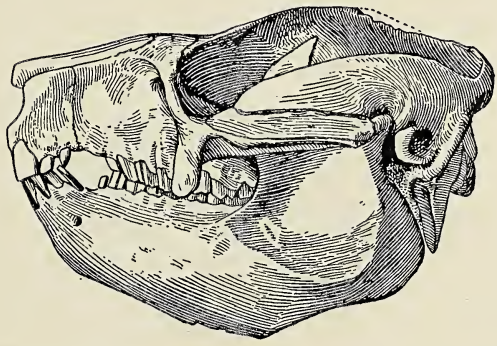


Fig. 186. Schädel von Interatherium robustum aus den Santa-Cruz-Schichten Patagoniens (Miozän) in $^3/_4$ natürlicher Größe. (Nach W. J. Sinclair, 1908.)

sierten Huftiermolaren bei altweltlichen Stämmen: die Molaren sind durch Zementlagen in den Falten und Vertiefungen der Krone verstärkt und prismatisch (hypsodont) geworden.

Die bisher besprochenen Gattungen der Notoungulata sind in der Gruppe (»Unterordnung«) der Typotheria zusammengefaßt und der Unterordnung der Toxodontia gegenübergestellt worden.

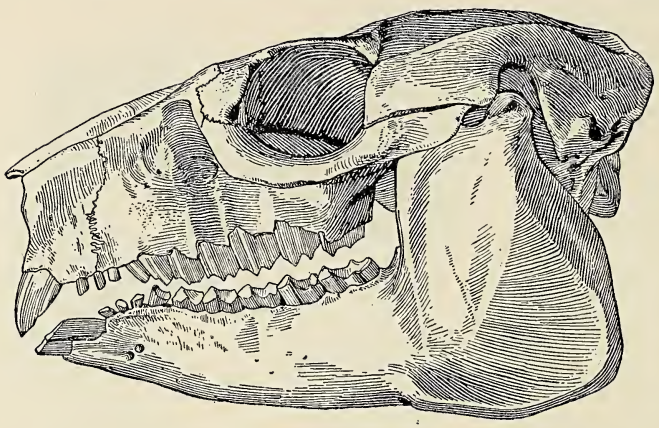


Fig. 187. Schädel von Hegetotherium mirabile aus den Santa-Cruz-Schichten Patagoniens (Miozän) in $^3/_4$ natürlicher Größe. (Nach W. J. Sinclair, 1908.)

Die Toxodontia lebten vom Oligozän bis zum Plistozän und sind durch zahlreiche Merkmale von den Typotherien zu unterscheiden. Das hoch spezialisierte Vordergebiß enthält einen stark vergrößerten unteren dritten Schneidezahn, der mit dem oberen zweiten Schneidezahn in einer sehr merkwürdigen Weise zusammenarbeitet (vgl. Fig. 192). Im Prämolarenabschnitt gehen bei den spezialisierten Formen die beiden vorderen P verloren; P_3 und P_4 werden molariform. Ursprünglich brachyodont, werden die Backenzähne der jüngeren Gattungen prismatisch. Der Schmelzbelag verschwindet entweder auf der Innen- und Hinterseite der Backenzähne oder er geht auf der Vorder- und Hinterseite verloren. Hand in Hand mit dieser eigenartigen Spezialisation geht die Ausbildung eines Zementbelages, der die Krone teilweise oder ganz umkleidet. Bei prismatischen Backenzähnen ist die Achse stark gekrümmt. Die letzten

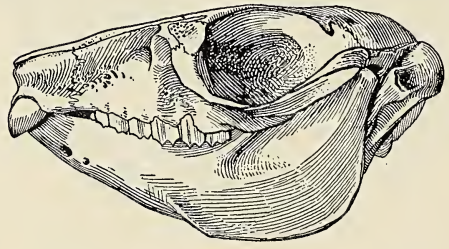


Fig. 188. Schädel von Pachyrukhos Moyani aus den Santa-Cruz-Schichten Patagoniens (Miozän) in $^3/_4$ natürl. Größe. (Nach W. J. Sinclair, 1908.)

Molaren sind bei den spezialisierten Formen sehr lang (Fig. 190b und 192).

Das Skelett weist teils sehr primitive Merkmale, teils hochgradige Spezialisationen auf; der allgemeine Habitus war nashornartig.

Den Ausgangsstamm der hochgradig spezialisierten Nesodontidae bilden wahrscheinlich die Acoelodidae, die sich in den wesentlichen Merkmalen an die Archaeopithecidae anschließen, so daß also die Notopithecidae, Archaeopithecidae und Acoelodidae nach einer gemeinsamen Wurzel konvergieren und die Herkunft der Typotheria und Toxodontia aus einer gemeinsamen Ahnengruppe höchst wahrscheinlich machen.

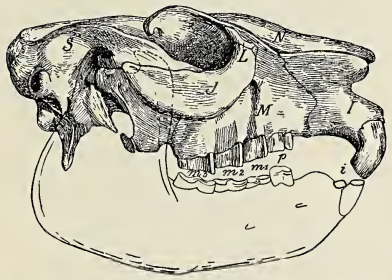


Fig. 189. Schädel von Typotherium cristatum aus dem Plistozän Patagoniens. $^2/_5$ natürl. Größe. (Nach P. Gervais.)

Die Gattung Acoelodus lebte im Eozän.

Bei der Familie der Notohippidae aus dem Oligozän und Miozän waren die unteren Schneidezähne meißelförmig und die oberen schaufelartig, aber nicht vergrößert. Die Zähne gehen vom ersten Schneidezahn angefangen bis zum letzten Molaren ohne scharfe Gegensätze ineinander über (Fig. 191). Die Prämolaren und Molaren waren allseitig mit Schmelz bedeckt.

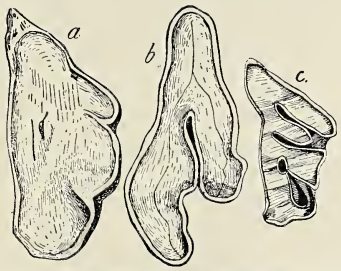


Fig. 190. Kauflächen verschiedener Notoungulatenmolaren. a Typotherium (recht. ob. $M\frac{2}{}$); b Toxodon platense (recht. ob. $M\frac{3}{}$); c Nesodon imbricatum (recht. ob. letzter Milchmolar). Fig. a in natürlicher Größe, b und c in $^1/_2$ Größe. (Nach R. Lydekker.)

Die wichtigsten Gattungen sind Morphippus (Fig. 191), Notohippus und Rhynchippus aus dem Miozän Patagoniens.

Die Familie der Nesodontidae trägt ihren Namen nach der hochgradig spezialisierten Gattung Nesodon aus dem Miozän Patagoniens. Nesodon hatte ein sehr merkwürdiges Vordergebiß; der obere zweite Schneidezahn schleift auf dem fast horizontal aus dem Unterkiefer vorstehenden dritten Schneidezahn (Fig. 192). Die Backenzähne sind prismatisch und auffallend stark gekrümmt; die

Innenenden der Querjoche sind miteinander verschmolzen und schließen eine Insel ein (Fig. 190 c); die oberen Molaren waren nur außen und innen mit Schmelz belegt und die Zähne nicht prismatisch, sondern auch bei alten Individuen noch bewurzelt. Der Hinterfuß war überaus merkwürdig gebaut und war, nach Durchlaufung einer digitigraden Vorstufe, von neuem plantigrad geworden, doch blieben die früher verloren gegangenen Seitenzehen dauernd verloren. Die wichtigsten Gattungen sind Nesodon und Adinotherium aus dem Miozän Patagoniens.

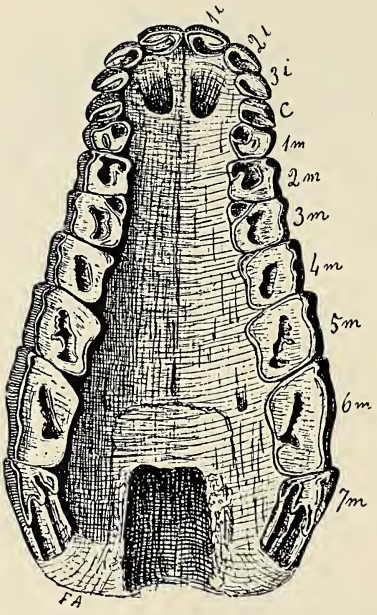


Fig. 191. Oberes Gebiß von Morphippus imbricatus aus dem Miozän Patagoniens. Ungefähr in $^3/_5$ natürlicher Größe. (Nach F. Ameghino.)

Die Familie der Toxodontidae ist durch das gewaltige Toxodon aus dem Plistozän Argentiniens (Pampasformation) vertreten; es war größer als die größten bekannten Nashörner, und der Schädel erreichte eine Länge von 70 cm. Die Toxodontier waren die einzigen Formen unter allen südamerikanischen Ungulaten, bei denen schwache Schädelprotuberanzen zu beobachten sind. Dieselben standen meist auf den Zwischenkiefern vor der Nasenöffnung; bei Trigodon (Fig. 193) aus dem Pampaslöß Argentiniens stand auch noch auf dem Schädeldache ein schwacher Höcker; mehrere, aber durchaus niedrige Protuberanzen standen auf dem Stirnbein von Ceratoxodon corniculatum, das F. Ameghino 1907 beschrieb, aber trotzdem kam es bei keiner der aufgezählten Gattungen zu der Ausbildung eines kräftigen Schädelzapfens wie bei den zahlreichen gehörnten Huftieren Nordamerikas und der Alten Welt. Auffallend ist die Tatsache, daß diese freilich noch schwachen Schädelhöcker erst zu einer Zeit auftraten, in der die Tiere mit den aus Nordamerika eingewanderten Raubtieren zu kämpfen hatten; über den Zusammenhang dieser Erscheinungen lassen sich indessen heute nicht mehr als Vermutungen äußern. Im Pliozän und Plistozän lebte Toxodontotherium, ein Vorläufer von Toxodon.

Die dritte Unterordnung der Notoungulaten wird von den Entelonychia gebildet. Sie waren ziemlich große Tiere und erreichten Nashorngröße. Die Endphalangen konnten zurückgezogen werden (wie bei den Chalicotheriiden unter den Perissodactylen). In der Bezahnung schließen sie sich den Toxodontia an; sie sind jedenfalls aus derselben Wurzel wie diese entsprossen. Die Backenzähne sind bei allen Formen brachyodont geblieben. Die Hand war schlank, der Fuß plump gebaut.

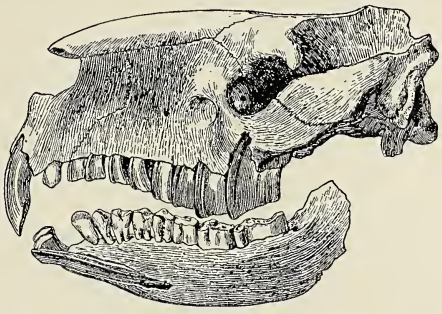


Fig. 192. Schädel von Nesodon imbricatum aus dem Miozän Patagoniens. $^1/_9$ natürl. Größe. (Nach K. A. von Zittel.)

Die erste Familie der Entelonychia wird von der Familie der Notostylopidae gebildet. Das Gebiß dieser Gattungen war spezialisiert, und zwar war das erste Schneidezahnpaar oben und unten vergrößert, während die zweiten und dritten unteren Schneidezähne fehlten und die oberen I^2, I^3 und C reduziert waren. Im Hinterhaupt fällt die blasig aufgetriebene Mastoidregion auf, die an die Typotherien

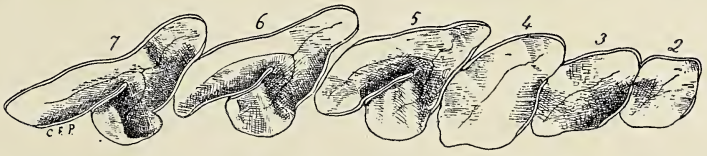


Fig. 193. Die sechs oberen rechten Backenzähne von Trigodon Gaudryi aus dem Plistozän des Monte Hermoso in Argentinien, $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Nach F. Ameghino, 1907.)

erinnert. Die Familie war auf das Eozän beschränkt; die wichtigsten Gattungen waren Notostylops, Catastylops usw.

Die Familie der Isotemnidae besaß ein vollständiges Gebiß und verhält sich somit in dieser Hinsicht primitiver als die Notostylopidae, aber in den Molaren ist eine eigentümliche Komplikation der Krone zu beobachten, indem von den Jochen aus Sporne gegen das Innere der Krone vorspringen. Die Isotemniden beginnen im Eozän (Isotemnus) und erlöschen im Untermiozän (Pleurocoelodon).

Die Familie der Leontiniidae ist dadurch gekennzeichnet, daß der Zwischenkiefer vor der Nasenöffnung stark aufgetrieben

ist, wodurch diese Gattungen an die Toxodontier erinnern. Die Nasenöffnung ist sehr tief ausgeschnitten (Fig. 194). Die Schneidezähne sind spezialisiert, und zwar sind der obere zweite und der untere dritte Schneidezahn stark vergrößert, während die folgenden Zähne ohne scharfe Unterschiede ineinander übergehen. Die Endphalangen sind als breite Hufe ausgebildet. Die wichtigste Gattung ist Leontinia aus dem Untermiozän (Fig. 194).

Die letzte Gruppe der Entelonychia wird von der Familie der Homalodontotheriidae gebildet. Bei diesen war die Hand schlank, fünffingerig, und die Endphalangen der Finger trugen zurückziehbare (»retraktile«) Krallen (Fig. 195c). Der Hinterfuß besaß auffallend kurze Metapodien. Während bei den meisten Notoungulaten die Schneidezähne verstärkt wurden, wenn überhaupt eine Spezialisation des Vordergebisses eintrat, betraf bei den Homalodontotheriiden die Vergrößerung nur die Eckzähne. Alle übrigen Zähne blieben brachyodont, standen in geschlossener, dichtgedrängter Reihe (Fig. 195) und waren einfacher gebaut als bei den Isotemniden. Homalodontotherium lebte im Miozän.

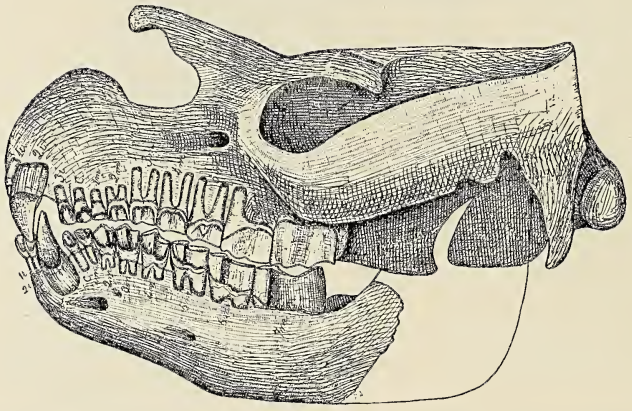


Fig. 194. Schädel von Leontinia Gaudryi, Untermiozän Patagoniens. In $^1/_6$ natürlicher Größe. (Nach F. Ameghino.)

Die Spezialisationen der Entelonychia waren also sehr divergent und rechtfertigen die scharfe Unterscheidung der einzelnen Familien.

Die vierte Unterordnung der Notoungulaten wird von den Astrapotherioidea gebildet.

Die Astrapotherioidea schließen sich an die Entelonychia enge an und stammen jedenfalls von derselben Wurzel ab wie diese. Die Spezialisation des Gebisses ist jedoch in einer eigenartigen Richtung verlaufen, da die Eckzähne als mächtige

Hauer entwickelt und die Molaren rhinozerosähnlich sind. Die Squamosomastoidalregion ist nicht aufgetrieben.

Das Gebiß ist bei allen Vertretern dieser Gruppe brachyodont geblieben; die Prämolaren und teilweise auch die unteren dritten

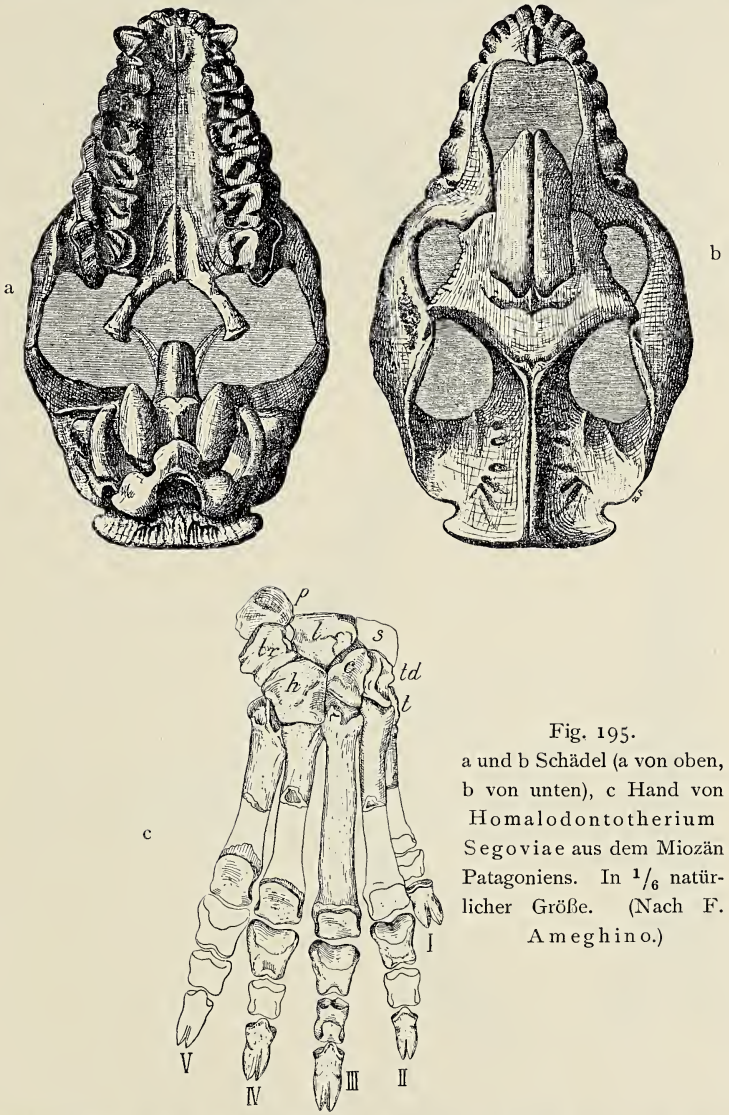


Fig. 195.
a und b Schädel (a von oben, b von unten), c Hand von Homalodontotherium Segoviae aus dem Miozän Patagoniens. In $^1/_6$ natürlicher Größe. (Nach F. Ameghino.)

Schneidezähne sind reduziert. Bei den schon im Oligozän erloschenen Trigonostylopidae (Eozän bis Oligozän) fehlt der untere dritte Schneidezahn (z. B. bei Trigonostylops), während bei den Astrapotheriidae (Eozän bis Miozän) die vorderen Prä-

molaren verloren gegangen sind; nur der obere P^3 und P^4, sowie der untere P_4 bleiben erhalten (z. B. Astrapotherium aus dem Miozän).

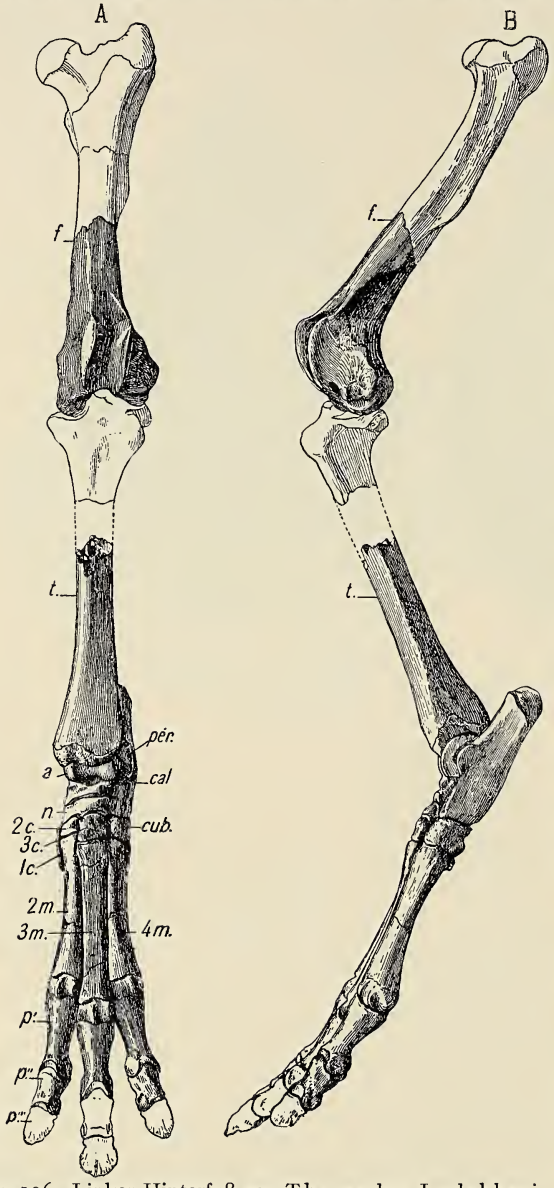


Fig. 196. Linker Hinterfuß von Theosodon Lydekkeri aus dem Miozän Patagoniens (Rio Coylet), in ungefähr $^1/_5$ der natürlichen Größe. (Nach A. Gaudry, 1906.)

Die Albertogaudryidae (Eozän) sind als die Ahnen der Astrapotheriidae zu betrachten. Die wichtigsten Gattungen der Astrapotheriidae sind Proplanodus (Eozän), Astraponotus (Oligozän) und Astrapotherium (Miozän).

Ebenso wie die Notoungulata sind auch die Litopterna eine auf Südamerika beschränkte Ordnung der Ungulaten, die sich wahrscheinlich aus bunodonten Protungulaten entwickelt hat, die zu den ersten, aus Nordamerika eingewanderten alteozänen Ansiedlern in Südamerika gehörten. Die ältesten Gattungen, welche die Ahnenformen der jüngeren Litopterna darstellen, sind von den Phenacodontidae kaum zu unterscheiden, doch sind die Eckzähne kleiner und die Zahnlücken größer. Leider sind es fast nur isolierte Molaren, welche die Grundlage der zahlreichen von

Ameghino aufgestellten Gattungen und Arten bilden, die in der Familie der Bunolitopternidae (vgl. oben) den Protungulaten anzureihen sind.

Die Familie der Macraucheniidae, die vom Eozän bis zum Plistozän lebte, besaß ein Schädelmerkmal, das sie von allen anderen südamerikanischen Huftieren sofort und sehr bestimmt unterscheidet. Die Nasenöffnungen waren weit nach hinten verschoben und am Hinterende von eigentümlich ausgehöhlten Gruben begrenzt (Fig. 197), während die Nasenbeine hochgradig zurückgebildet sind. Eine derartige Verschiebung der Nasenlöcher gegen das Schädeldach pflegt sonst ausschließlich bei vorgeschrittener Anpassung an das Wasserleben aufzutreten, und dies ist die Stütze für die Ansicht, daß die Macraucheniiden Wasserbewohner waren. Vielleicht besaßen die Tiere einen Rüssel. Im großen und ganzen ist der Schädel pferdeähnlich geformt, wenn man von der Lage der Nasenöffnungen absieht. Der Vorder- und Hinterfuß waren dreizehig und ziemlich plump gebaut. Die wich-

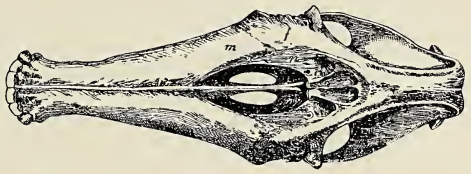


Fig. 197. Schädel von Macrauchenia patagonica, von oben gesehen. $^1/_9$ natürl. Größe. (Nach Bravard.)

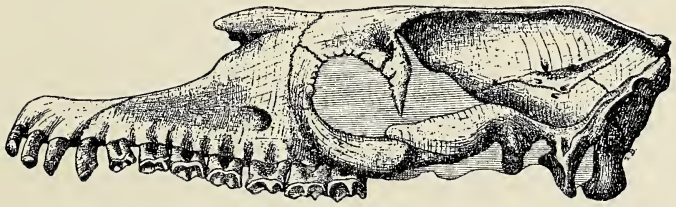


Fig. 198. Schädel von Theosodon Lydekkeri, Miozän Patagoniens. In $^1/_4$ natürlicher Größe. (Nach F. Ameghino.)

tigste Gattung ist Macrauchenia aus der Pampasformation (Plistozän) Argentiniens.

Im Gegensatz zu den einseitig spezialisierten Macraucheniidae sind bei den Proterotheriidae die Nasenbeine lang und die Nasenöffnung vorne gelegen. Die oberen Molaren erinnern an jene der Unpaarhufer, ebenso die unteren, die aus zwei Halbmonden bestehen. Die Seitenzehen sind rudimentär. Die jüngsten Formen waren funktionell einzehig wie die Pferde (»monodactyl«)

mit kümmerlichen Rudimenten der Seitenzehen; die Spezialisation der Gliedmaßen war ähnlich wie bei den Equiden. Die Metapodien besitzen Laufkiele.

Die ersten Proterotheriiden treten im Untermiozän auf, doch sind Übergangsformen zu den eozänen Ahnen (Bunolitopternidae) auch aus den oligozänen Ablagerungen Argentiniens zu erwarten. Die wichtigsten Gattungen sind Diadiaphorus (Miozän und Pliozän), Proterotherium (Miozän) und Thoatherium (Miozän).

Fig. 199. Linker Hinterfuß von Thoatherium crepidatum, aus dem Miozän Patagoniens. $^1/_2$ nat. Größe. (Nach F. Ameghino.)

Die systematische Stellung der Familie der Adiantidae ist einstweilen noch unsicher; von Adiantus und Proadiantus sind Unterkieferreste aus dem Miozän bekannt, welche eine geschlossene Zahnreihe von protherotheriidenartigem Bau aufweisen.

Die vorzeitlichen Unpaarhufer.

Die Unpaarhufer (Perissodactyla), heute nur mehr in Equus, Rhinozeros und Tapirus lebend, standen im Tertiär in hoher Blüte. Bei allen Stämmen sind die Gliedmaßen durch das Überwiegen der Mittelzehe über die seitlichen ausgezeichnet; diese Spezialisierung führt bei den Equiden zu einer Monodactylie.

Die Equiden und Tapiriden trugen niemals knöcherne Schädelprotuberanzen; dagegen sind bei den Titanotheriiden und Rhinocerotiden Schädelzapfen zur Ausbildung gelangt, die mitunter enorme Dimensionen erreichen. Bei lebenden Pferden treten dann und wann als Abnormitäten hornartige Schädelzapfen auf.

Das Gebiß der Unpaarhufer ist ursprünglich vollständig gewesen und hat nur in einzelnen Stämmen eine geringe Reduktion erfahren, am meisten noch bei den Rhinocerotiden, wo bei einzelnen Formen (z. B. Diceros und Coelodonta) alle I und C, sowie der untere P_1 verloren gegangen sind. Im Eozän sind die Gebisse noch in allen Unpaarhuferstämmen vollständig. Ursprünglich ausnahmslos brachyodont, werden die Backenzähne im Laufe der Stammesgeschichte (z. B. bei Equus, Rhinozeros, Diceros, Coelodonta) prismatisch, auch entwickelt sich Zement in

den Vertiefungen der Zahnkronen. Der Übergang von weicher zu harter Pflanzennahrung führt frühzeitig zu einer Komplikation der Backenzahnkronen, wobei die Joche (Ectoloph, Protoloph, Metaloph) sekundäre Schmelzfalten gegen das Mitteltal der Krone entsenden (Crista, Crochet, Antecrochet). Außerdem wird die Außenwand durch Sekundärpfeiler (Mesostyl, Parastyl, Metastyl) verstärkt (Fig. 200).

In der Hand- und Fußwurzel treten bei den Unpaarhufern niemals Verwachsungen auf, wie sie bei den Paarhufern so häufig

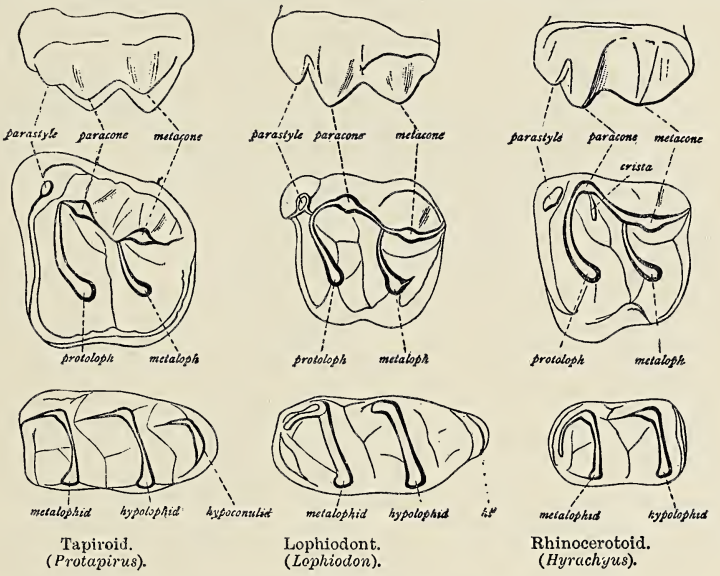


Fig. 200. Vergleich der Molarentypen dreier Perissodactylenstämme: links echte Tapire, in der Mitte Lophiodontiden, rechts Rhinocerotiden. Obere Reihe: Seitenansicht eines oberen M; mittlere Reihe: Kaufläche eines oberen M; untere Reihe: Kaufläche eines unteren M. (Nach H. F. Osborn.)

zu beobachten sind. Der Oberschenkelknochen besitzt einen »Trochanter tertius«, wie ihn die Pferde, Tapire und Nashörner noch heute zeigen. Alle Unpaarhufer sind seit alter Zeit typische Hufgänger (»Unguligraden«) gewesen; der Hinterfuß eilt in der Spezialisation dem Vorderfuß stets voran.

Den vier Familien der Unpaarhufer (Tapire, Nashörner, Pferde und die erloschenen Titanotheriidae) wird von manchen Forschern noch als vierte die Familie der Chalicotheriidae angereiht.

Obwohl diese in der Tat in den meisten Merkmalen mit den Unpaarhufern übereinstimmt, muß sie doch aus phylogenetischen

Gründen abgetrennt werden, da die Unpaarhufer aus den Phenacodontiden, die Chalicotheriidae aber aus den Meniscotheriidae hervorgegangen sind. Wir müßten konsequenterweise auch die Litopterna mit den Unpaarhufern vereinigen, wenn wir die Chalicotheriidae den letzteren anschließen. Die Unpaarhufer stammen entweder von Tetraclaenodon selbst oder von einer sehr nahestehenden Phenacodontidengattung ab.

Die erste Familie der Unpaarhufer sind die Tapire (Tapiridae). Heute sind sie auf das tropische Südamerika und auf Südasien beschränkt, aber im Tertiär lebten sie vom Eozän bis zum Pliozän in Europa und vom Eozän bis zur Eiszeit in Nordamerika; im Plistozän lebten sie außer ihrer heutigen Heimat auch noch in China.

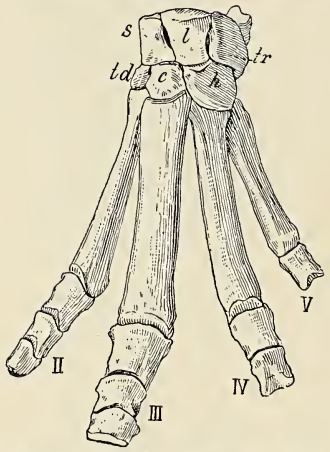


Fig. 201. Linke Hand von Protapirus obliquidens aus dem Oberoligozän Nordamerikas (White River-Beds). 1/3 natürlicher Größe. (Nach Wortmann und Earle.)

Die erste Unterfamilie der Tapire, die Lophiodontinae, ist vollständig erloschen. Der Bau der oberen Molaren hält die Mitte zwischen dem der echten Tapire und der Nashörner; die Querjoche der unteren Molaren standen schief zur Längsachse der Krone. Der Metacon (hinterer Außenhöcker) war in der Regel ausgehöhlt.

Die Lophiodontinae sind nur aus dem Eozän bekannt. Sie waren in Europa häufig, scheinen aber in Nordamerika sehr selten gewesen zu sein (Heptodon, Helaletes).

Unter den europäischen Gattungen sind das mitteleozäne Chasmotherium und das jüngere Lophiodon am häufigsten. Chasmotherium hatte oben und unten noch alle Prämolaren, während bei Lophiodon der vorderste bereits fehlt; bei Chasmotherium hatte der untere letzte Molar erst zwei, bei Lophiodon aber schon drei Querjoche.

Die zweite Unterfamilie der Tapiridae bilden die echten Tapire (Tapirinae). Bei ihnen besitzen die oberen Molaren keinen konkaven, sondern einen konvexen Metacon; auch der Paracon (vorderer Außenhöcker) ist konvex. Die unteren Molaren tragen zwei senkrecht zur Längsachse stehende Querjoche.

Die Tapire erscheinen zuerst im Untereozän von Wyoming (Systemodon); Protapirus (Fig. 201) lebte im Oligozän Europas und Nordamerikas und ist hier auch noch aus dem Miozän nachgewiesen. Die ersten echten Tapire (Tapirus) erscheinen im Obermiozän Steiermarks. Sie breiten sich im Unterpliozän über Eurasien aus, fehlen aber den Steppenfaunen Griechenlands, Persiens, Kleinasiens usf., was darauf hinweist, daß sie ihre heutige Lebensweise seit jeher beibehielten. Im Plistozän Südchinas tritt der gewaltige Tapirus sinensis auf; ein Tapir lebte noch in der unteren Eiszeit Nordamerikas.

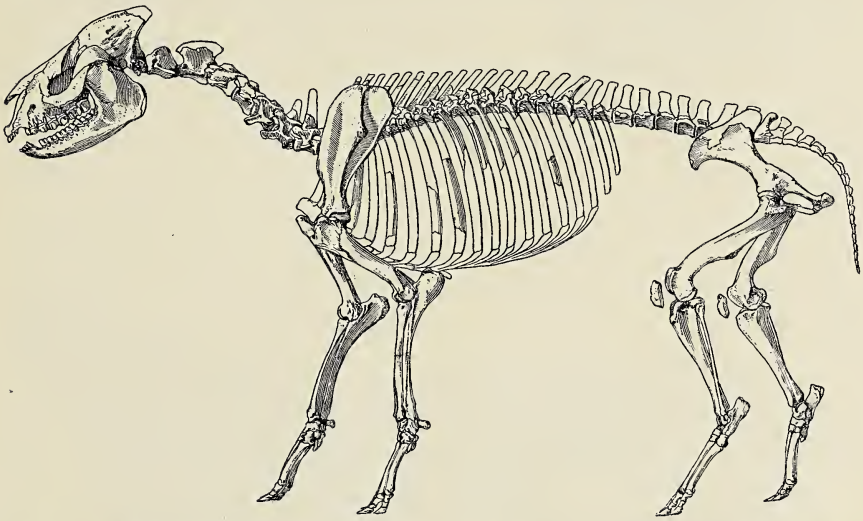


Fig. 202. Rekonstruktion des Skelettes von Hyracodon nebrascense aus dem Oligozän (White River-Gruppe) Nordamerikas. (Nach W. B. Scott.)

Die zweite, viel formenreichere Familie der Unpaarhufer sind die Nashörner (Rhinocerotidae). Die Nasenbeine sind ursprünglich hornlos gewesen, erhalten aber bei den verschiedenen jüngeren Gattungen knöcherne Protuberanzen; fast immer sind dieselben unpaarig, sehr selten stehen sie symmetrisch wie bei den erloschenen Diceratheriumarten.

Die oberen Backenzähne sind bei den ältesten Typen sehr einfach gebaut, werden aber später immer mehr kompliziert, indem vom Vorderjoch, Außenjoch und Nachjoch Querfalten oder Kämme in das Innere der Krone vorzuspringen beginnen, die immer stärker werden und auf diese Weise ein ausgezeichnetes Mittel zur Feststellung der Stammesgeschichte dieser Gruppe bilden.

Die vom Vorjoch (Protoloph) abzweigende Falte heißt »Antecrochet«, die vom Außenjoch (Ectoloph) abzweigende Falte heißt »Crista«, und die vom Nachjoch (Metaloph) abzweigende Falte heißt »Crochet« (Fig. 212).

Die Prämolaren sind ursprünglich nach ganz anderem Typus als die Molaren gebaut, werden aber diesen immer ähnlicher, sie werden »molariform«. Auch diese Umformung vollzieht sich schrittweise und ist für die Feststellung der Stammesgeschichte der Nashörner sehr wichtig. Während die oberen Molaren durch ihre stufenweise erfolgende Spezialisation ein gutes Unterscheidungsmerkmal abgeben (Fig. 207), sind die unteren Molaren in ihren Formen außerordentlich konstant und schwer zu unterscheiden, so daß Unterkiefer und isolierte untere Rhinocerotidenmolaren sehr schwer bestimmbar sind. Sie besitzen stets zwei fast rechtwinklig abgeknickte Joche.

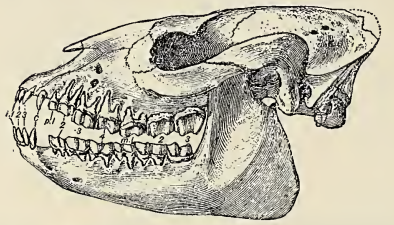


Fig. 203. Schädel von Hyracodon nebrascense, aus dem Oligozän (White River) Nordamerikas. $^1/_6$ natürl. Größe. (Nach H. F. Osborn.)

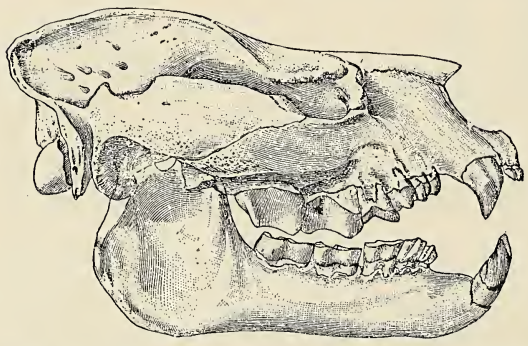


Fig. 204. Schädel von Metamynodon planifrons aus dem Oligozän (White River) Nordamerikas. Ungefähr $^1/_9$ natürlicher Größe. (Nach H. F. Osborn.)

Unter den Nashörnern sind drei voneinander divergierende Stämme zu unterscheiden, die sich schon in sehr früher Zeit voneinander getrennt haben, die Hyracodontinae, Amynodontinae und Rhinocerinae.

Die Hyracodontinae besaßen einen hornlosen Schädel mit vollständigem Gebiß, in welchem die Eckzähne schwach waren und sich dicht an die Schneidezähne anschlossen, während die Prämolaren durch eine Lücke von den Eckzähnen getrennt waren (Fig. 202, 203). Der Bau der Molaren war einfach (Fig. 209).

Die Tiere waren hochbeinig und zart gebaut; sie erinnern im allgemeinen Habitus sehr an die ältesten Pferde (Fig. 202) und

sind wie diese schnell laufende Tiere gewesen. Sie sind ausschließlich aus dem Eozän und Oligozän Nordamerikas bekannt und zwar kennt man Hyrachyus aus dem Mittel- und Obereozän von Wyoming und Hyracodon aus dem Oligozän Nordamerikas.

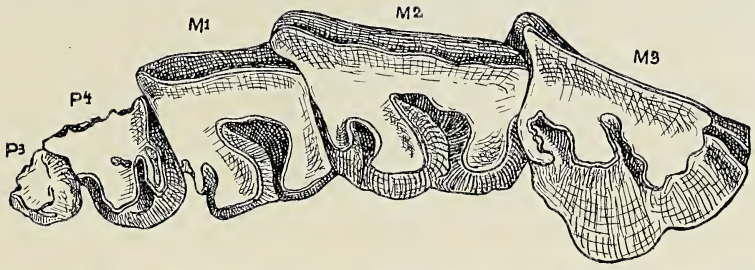


Fig. 205. Die fünf letzten linksseitigen oberen Backenzähne (P^3—M^3) von Cadurcotherium Nouleti aus dem Oligozän von Isle-sur-Sorgues (Vaucluse) in Frankreich, in $^1/_2$ natürlicher Größe. (Nach F. Roman, 1912.)

Die zweite Unterfamilie bilden die Amynodontinae. Der Schädel dieser Gattungen war merkwürdig plump, bärenähnlich kurz und hornlos, das Schnauzenende auffallend breit (Fig. 204).

Fig. 206. Schädel des wollhaarigen Nashorns mit verknöcherter Nasenscheidewand, Coelodonta antiquitatis, aus dem Plistozän von Mewe (Kreis Marienwerder) in Westpreußen. — Original im Zoolog. Museum von Königsberg i. Pr. — Schädellänge ungefähr 70 cm. — Zuerst von K. E. von Baer in seiner Habilitationsschrift (1823) beschrieben. (Nach R. Hermann, 1913.)

Die Eckzähne hatten die Form von Hauern, die oberen Molaren waren sehr groß, und die Joche trugen keine Sekundärfalten. Auch die Gliedmaßen entsprechen dem plumpen Eindruck, den der Schädel macht; wahrscheinlich haben die Tiere eine aquatische Lebensweise, ähnlich wie die Flußpferde geführt.

Die Amynodontinae erscheinen zuerst im Obereozän Nordamerikas, kommen im Oligozän auch nach Europa, haben aber hier nie festen Fuß gefaßt. Sie erlöschen in Nordamerika und

Europa im Oligozän. Die wichtigsten Gattungen sind Metamynodon aus dem Oligozän Nordamerikas (Fig. 204) und Cadurcotherium (Fig. 205) aus dem Oligozän Europas.

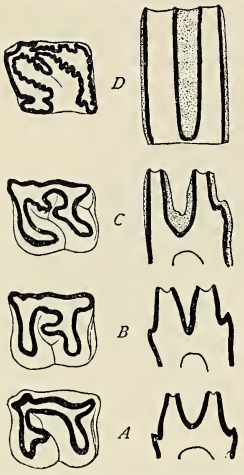


Fig. 207. Vier Entwicklungsstufen der oberen Molaren im Stamme der Rhinocerotiden. Linke Reihe: Kauflächen; rechte Reihe: Längsschnitt durch den Zahn.

A Aceratherium lemanense. — Oberoligozän. — Europa.
B Rhinoceros pachygnathus. — Unterpliozän — Europa.
C Coelodonta antiquitatis. — Plistozän — Eurasien.
D Elasmotherium sibiricum. — Plistozän — Eurasien.

Zu beachten:

1. Die schrittweise Erhöhung der Kronen (Übergang von der »Brachyodontie« zur »Hypsodontie«).
2. Die schrittweisen Veränderungen der Wurzeln (ursprünglich geteilte Wurzeln, später vereinigt und mit offener Zahnhöhle).
3. Die schrittweise zunehmende Vertikalstellung der Joche (rechte Reihe).
4. Die allmähliche Ablagerung von Zahnzement in den Tälern zwischen den Jochen (Zementlage punktiert, rechte Reihe).
5. Die schrittweise zunehmende Komplikation der Joche durch sekundäre Vorsprünge und Falten (linke Reihe).

(Nach A. Gaudry, aus H. F. Osborn.)

Die formenreichste Gruppe der Rhinocerotiden sind die echten Nashörner (Rhinocerinae), welche noch heute leben und allerdings nur die letzten schwachen Ausläufer des in der oberen Tertiärzeit überaus blühenden Stammes bilden.

Bei den älteren Gattungen war der Schädel noch hornlos, aber bei den jüngeren bildeten sich Protuberanzen auf den Nasenbeinen aus; bei einer eiszeitlichen Art (Coelodonta antiquitatis = Rhinoceros tichorhinus) werden die Nasenbeine durch eine sehr kräftige, knöcherne Wand gestützt, welche die beiden Nasenöffnungen trennt (Fig. 206).

Der untere Eckzahn ist schon bei den ältesten Gattungen verschwunden; später folgt ihm der obere Eckzahn nach. Die oberen Molaren werden durch schrittweise Vergrößerung von Crista, Crochet und Antecrochet immer mehr kompliziert; die Prämolaren folgen nach, indem bei den nordamerikanischen Stämmen zuerst der zweite, dann der dritte und zuletzt der vierte Prämolar molarenähnlich werden, während bei den echten europäischen Aceratherium-Stämmen die Molarisierung mit dem vierten Prämolaren beginnt und von hier nach vorne vorschreitet.

Im Unterkiefer wird das zweite Schneidezahnpaar sehr groß und verdrängt das immer mehr verkümmernde erste Schneidezahnpaar; die unteren I_3 verschwinden schon frühzeitig, die oberen

folgen später nach. Der Hals ist stets sehr kurz, der Körper mehr oder weniger plump und schwerfällig; der Hinterfuß ist seit dem Oligozän dreizehig und ist in der Entwicklung stehen geblieben, der Vorderfuß bei älteren Gattungen vierzehig (Fig. 93), bei jüngeren dreizehig (schon bei Aceratherium, wo aber noch ein stark reduzierter kleiner Finger vorhanden ist). Die Rhinocerinae erscheinen zuerst im Mitteleozän Europas, werden im Oligozän Europas und Nordamerikas häufig und breiten sich im Miozän über Eurasien aus, während sie in Nordamerika zurückgehen. Von da an spielt sich die weitere Entwicklung der Nashörner nur in Eurasien ab; heute leben sie nur mehr in Südasien und Afrika, während sie in der Eiszeit bis an das nördliche Eismeer streiften. Die von Cuvier errichtete Gattung Rhinozeros wird heute in zahlreiche selbständige Gattungen zerlegt.

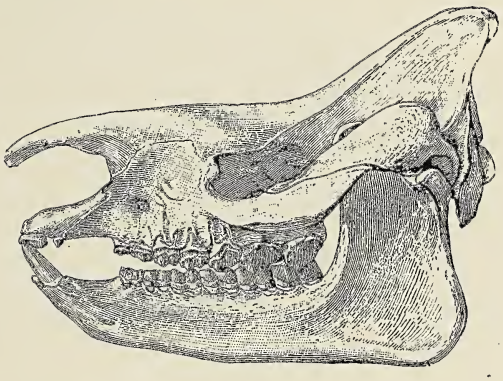


Fig. 208. Schädel von Aceratherium tridactylum aus dem Oligozän (Protoceras-Beds) Nordamerikas. $^1/_8$ natürlicher Größe. (Nach H. F. Osborn.)

Das primitivste Nashorn, das bis heute bekannt ist, wurde im Mitteleozän Siebenbürgens entdeckt (Prohyracodon). Die oberen Molaren sind noch primitiver gebaut als bei Hyracodon (Fig. 209) und gänzlich frei von Sekundärfalten.

Trigonias (Fig. 93) ist das älteste Nashorn Nordamerikas und ist in den oligozänen White-River-Beds entdeckt worden. In denselben Schichten ist Leptaceratherium gefunden worden.

Im Oberoligozän Krains tritt Meninatherium, ein kleines Nashorn von der Größe eines Mufflons auf; Epiaceratherium, Protaceratherium und Praeaceratherium (Fig. 210) wurden im Oligozän Europas gefunden. Aus Protaceratherium, dem Nachkommen von Praeaceratherium, ging im Oberoligozän Aceratherium hervor; die nordamerikanischen Stämme leben bis zum Miozän und erlöschen dann ohne Nachkommen, während die eurasiatischen Stammlinien namentlich im Obermiozän und Unterpliozän eine hohe Blüte erreichen. Aceratherium stirbt noch im Pliozän aus; bei allen, selbst

bei den am höchsten spezialisierten Gattungen, waren die oberen Prämolaren einfacher als die Molaren gebaut.

Diceratherium repräsentiert einen kurzlebigen Stamm mit zwei kleinen symmetrischen Hornpolstern auf den Nasenbeinen und

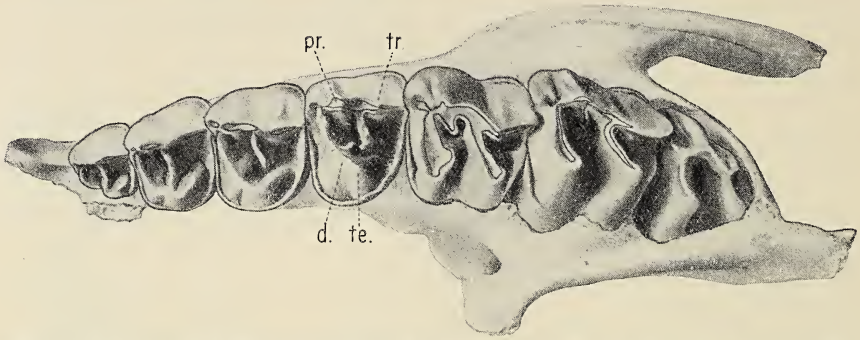


Fig. 209. Linke obere Backenzahnreihe eines Hyracodontiden, Hyracodon priscidens, aus dem Oligozän der Cypress Hills, Assiniboia, Canada. Ungefähr $^{6}/_{7}$ der natürlichen Größe. (Nach L. M. Lambe.)

war eine kleine Nashorngattung aus dem Oligozän und Miozän Nordamerikas und Europas.

Diesen Formen reiht sich das hornlose Brachypotherium an (Miozän und Unterpliozän Europas); in Nordamerika ist sein Nachkomme (?) Teleoceras (Fig. 213) im Miozän häufig.

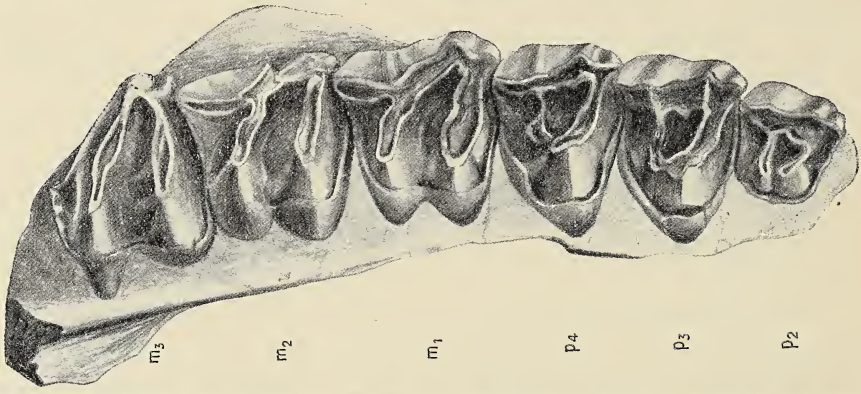


Fig. 210. Rechte obere Backenzahnreihe von Praeaceratherium Filholi aus dem Oligozän von Klausenburg in Siebenbürgen, etwa $^{1}/_{2}$ nat. Gr. (Nach A. Koch, 1911.)

Ceratorhinus, der noch heute auf Sumatra lebt, erscheint zuerst im Miozän Europas. Der südindische Rhinoceros (s. s.) mit hochkronigen Molaren tritt zuerst im Unterpliozän Ostindiens auf; der lebende afrikanische Diceros (D. bicornis) hat seine ersten

Vertreter im Unterpliozän Europas und Asiens. Die höchstspezialisierte Gattung ist Coelodonta, die in C. sima noch lebt. Ihr gehören die großen Nashörner der Eiszeit Eurasiens (C. Merckii, C. antiquitatis, Fig. 4 und 211) an, die mit dichtem, rotbraunem Fell bekleidet waren.

Die letzte Unterfamilie der Rhinocerotiden sind die Elasmotheriinae.

Von dieser ganz aberranten Unterfamilie der Rhinocerotiden ist bisher nur eine einzige Gattung Elasmotherium bekannt. Unverkennbar ist E. aus dem Stamm der Rhinocerotiden entsprossen, gehört jedoch einem schon im Frühtertiär abgezweigten Ast an,

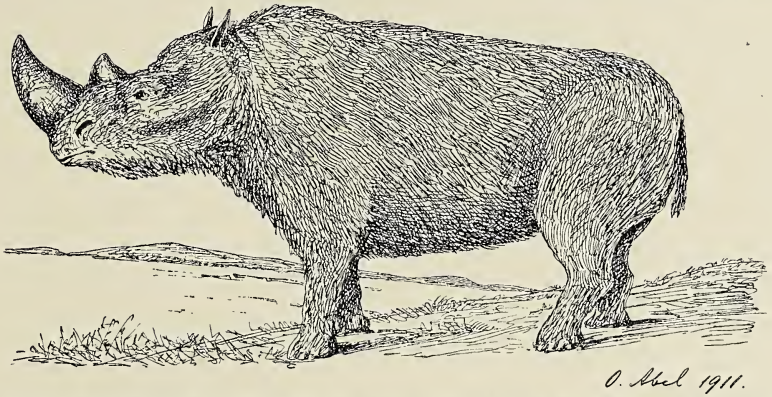


Fig. 211. Rekonstruktion eines Kalbes von Coelodonta antiquitatis auf Grundlage des Fundes in der Erdwachsgrube von Starunia in Galizien. (Nach O. Abel, 1912.)

der sich in Asien entwickelt hat. Im Gegensatz zu den echten Nashörnern stand der mächtige Knochensockel, welcher ein riesiges, unpaariges Horn trug, mitten auf der Stirne und zwischen den Augen; auf der Nasenspitze stand ein unpaariges kleines Horn.

Die Schneide- und Eckzähne fehlen gänzlich. Die Backenzähne, welche oben und unten außer den drei M nur noch P_4 und P_3 umfassen, sind hochgradig hypsodont; ihr Schmelz ist stark gekräuselt. Von den echten Nashörnen unterscheidet sich Elasmotherium durch die Abschnürung eines selbständigen Innenpfeilers vom Protoloph. Ebenso ist auch der Verlauf der Joche der unteren M eigentümlich. Das Skelett stimmt im Gesamtbaue mit den echten Nashörnern überein. Die Größe von Elasmotherium übertraf die der Nashörner; der Schädel wurde fast 1 m lang.

Elasmotherium sibiricum, das für das Vorbild des Einhorns gehalten wurde (in der Tat gaben Funde von Mammutstoßzähnen

die Veranlassung zur Sage vom Einhorn) ist an verschiedenen Stellen im Plistozän Südrußlands, am Kaspisee, in Sibirien, sehr selten auch im Rheintal gefunden worden.

Die wichtigste Gruppe der Unpaarhufer, die namentlich in phylogenetischer Hinsicht von großem allgemeinen Interesse ist, ist die Familie der Pferde oder Equiden.

Die Equiden, welche zuerst im unteren Eozän Englands mit dem sehr primitiven Hyracotherium auftreten, haben sowohl in Europa als auch in Nordamerika noch im Eozän eine hohe Blüte erreicht. In Europa sind sogar die Equiden während der Eozänzeit viel formenreicher als in Nordamerika; während des Mitteleozäns lebten in Europa 6 Gattungen mit gegen 20 Stammlinien, in Nordamerika nur 2 Gattungen mit etwa 6 Stammlinien. Während jedoch die europäischen Equiden im Obereozän selten werden und im Unteroligozän gänzlich erlöschen, blühen in Nordamerika die Stämme empor und entsenden zweimal Ausläufer nach Europa: einmal im Mittelmiozän mit Anchitherium, das zweite Mal im Unterpliozän mit Hipparion, das sich in die lebenden eurasiatischen Wildpferden fortsetzte. In Nordamerika (und seit dem Unterpliozän auch in Südamerika) entwickelten sich die Equiden selbständig weiter, um jedoch im Plistozän in der Neuen Welt gänzlich zu erlöschen.

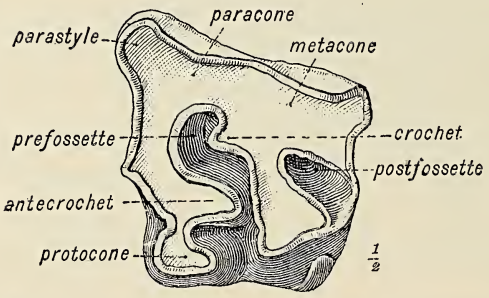


Fig. 212. Oberer linker Molar eines obermiozänen Rhinocerotiden, Teleoceras, in $^1/_2$ natürl. Größe. (Nach H. F. Osborn.)

Noch in jüngster Zeit werden von manchen Autoren (z. B. von Max Schlosser, 1911) vier »Unterfamilien«, und zwar die Hyracotheriinae, Palaeotheriinae, Anchitheriinae und Equinae unterschieden. Die Untersuchungen H. G. Stehlins (1905) haben jedoch in klarer Weise gezeigt, daß eine solche Trennung vom phylogenetischen Standpunkt aus nicht haltbar ist. Zwar enden zahlreiche Seitenstämme des Equidenstammes blind; da aber alle Stämme in den Wurzeln zusammenlaufen, so ist es kaum möglich, die systematische Zergliederung der Equiden in diese vier »Unterfamilien« durchzuführen.

Wollte man im »System« zum Ausdruck bringen, daß zahlreiche Zweige des Pferdestammes blind endigen, wie die Tabelle bei S. 248 zeigt, so müßten wir zunächst die sechs »Palaeohippiden«-Stämme des europäischen Alttertiärs als selbständige »Unterfamilien« abtrennen, dann die Reihe der mit Neohippus endigenden nordamerikanischen Equiden, ferner den mit Hypohippus endenden Zweig, dann die von Pliohippus abgezweigte südamerikanische Reihe, die mit den Hippidien erlischt, ferner den blind endenden Anchitheriumstamm und endlich die mit der lebenden Gattung

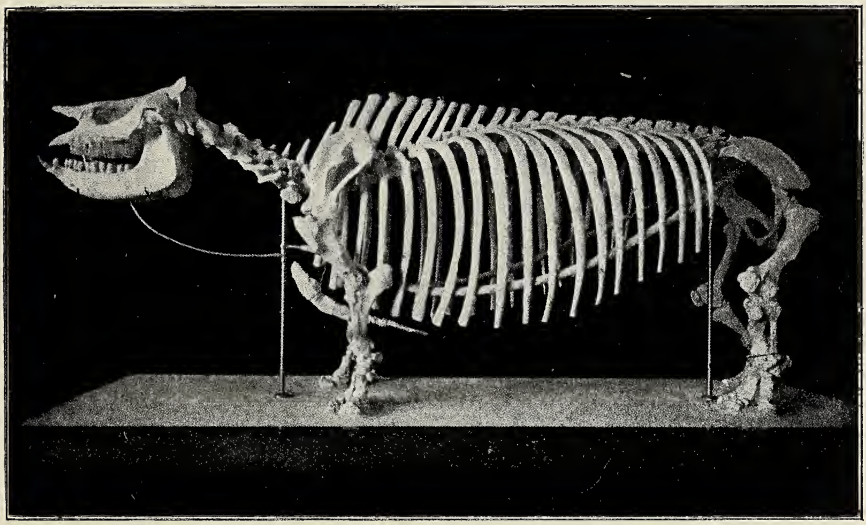


Fig. 213. Skelett eines kurzfüßigen Nashorns, Teleoceras fossiger, aus dem »Sternberg-Steinbruch« in Long Island, Kansas (Unterpliozän), ausgegraben von Wortmann 1894; Original im Museum von New York. (Nach H. F. Osborn.)

Equus abschließende Stammlinie. Wir müßten also mindestens elf »Unterfamilien« oder selbständige Stammreihen unterscheiden[1]), die in verschiedener Höhe des Stammbaumes abgezweigt sind. Dieses Beispiel zeigt sehr deutlich die Schwierigkeiten, die uns bei Versuchen einer übersichtlichen Anordnung der Reihen im »System« entgegentreten.

Der Stammvater der Equiden ist in Hyracotherium (Untereozän Englands, Ypresien-Stufe) zu suchen, der Nachkomme von Tetraclaenodon (?). In Europa ist aus ihm Propachynolophus (Untereozän von Reims), in Nordamerika Eohippus (Wasatch und Wind River) hervorgegangen.

[1]) Die zwölfte blind endende Stammlinie würde die Neohipparion-Arten umfassen.

Im Lutetien (Mitteleozän) Europas finden wir 6 Gattungen von »Palaeohippiden«, die sich von Hyracotherium ableiten lassen:

1. Stamm: (über Propachynolophus) Pachynolophus (endet im Bartonien);
2. Stamm: Lophiotherium (Fig. 217) (endet im Ludien);
3. Stamm: Propalaeotherium (endet im Bartonien);
4. Stamm: Plagiolophus (endet im Unteroligozän);
5. Stamm: Palaeotherium (endet im Unteroligozän);
6. Stamm: Anchilophus (endet im Ludien).

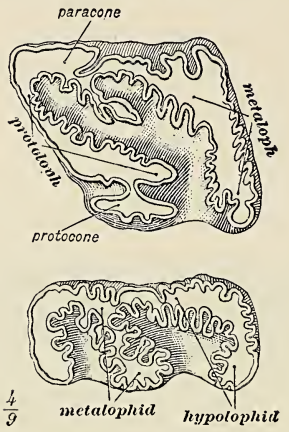


Fig. 214. Oberer und unterer Molar von Elasmotherium sibiricum aus der Eiszeit Sibiriens. $^4/_9$ natürlicher Größe. (Nach A. Gaudry und M. Boule.)

In Nordamerika ging aus Eohippus im Wind-River Protorohippus hervor, dem im Bridger Orohippus, im Uinta Epihippus und im Unteroligozän Mesohippus folgen. Aus Mesohippus ging Anchitherium hervor, das in Nordamerika im Untermiozän erscheint, in Europa

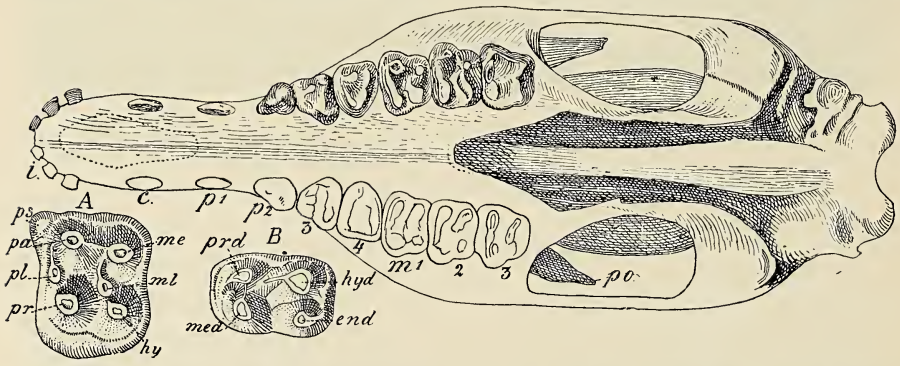


Fig. 215. Schädel von Eohippus venticolus aus dem Untereozän (Wind River-Beds) von Wyoming. — $^4/_5$ der natürl. Größe. (Nach E. D. Cope.)
Zum Vergleiche: A oberer Molar, B unterer Molar von Hyracotherium leporinum aus dem Untereozän (London Clay) Englands, $^1/_2$ der natürl. Größe. (Nach R. Owen.)

zuerst im Mittelmiozän auftritt und schon im Unterpliozän erloschen ist, während in China noch im Unterpliozän eine große Art lebte.

Ebenso wie Anchitherium ist auch der Stamm Hypohippus (Mittelmiozän bis Unterpliozän Nordamerikas) aus Mesohippus her-

vorgegangen, ohne zu einer Equus-artigen Gattung zu führen. Hingegen hat sich ein dritter, aus Mesohippus hervorgegangener Stamm, Parahippus (Oberoligozän Nordamerikas) weiterentwickelt und zwar zu Merychippus (Mittelmiozän bis Unterpliozän Nordameri-

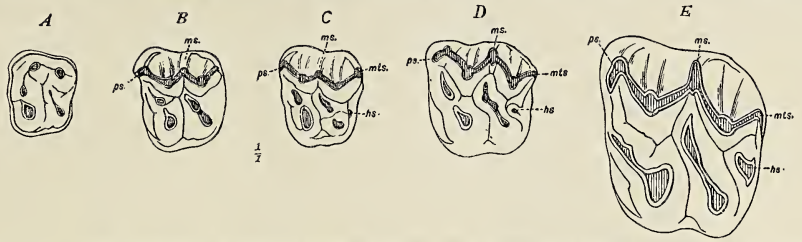


Fig. 216. Verschiedene Typen oberer Molaren von tertiären Equiden. (Stufenreihe, aber keine Ahnenreihe.) A Hyracotherium, B Pachynolophus, C Anchilophus, D Mesohippus, E Anchitherium. Natürliche Größe. (Nach H. F. Osborn.)

kas, Fig. 218). Hier ist bereits eine wesentliche Annäherung an den Gebißtypus der jüngeren Equiden zu verzeichnen; die Equus-Ähnlichkeit steigert sich bei Protohippus (Obermiozän Nordamerikas), den Stammvater der sich nunmehr trennenden amerikanischen und europäischen Stämme, Die europäischen beginnen mit dem Einwanderer Hipparion (Fig. 223),

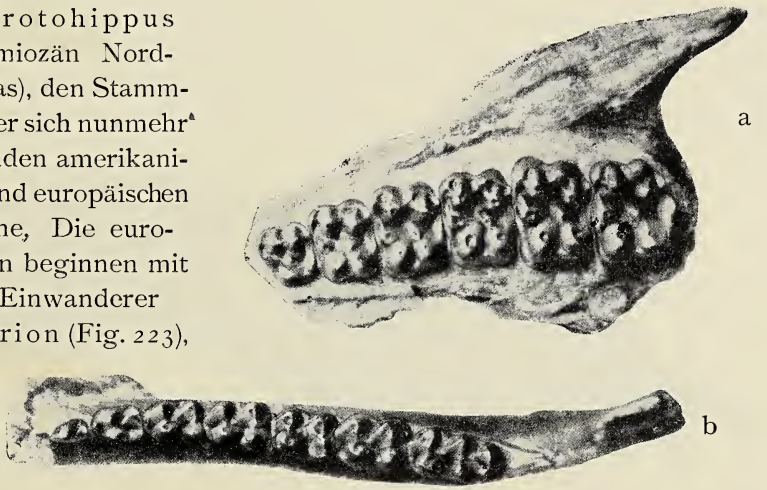


Fig. 217. a obere, b untere Backenzähne von Lophiotherium cervulum aus dem oberen Eozän (Ludien) von Saint-Hippolyte-de-Caton (Gard, Frankreich). — Dieser »Palaeohippide«, repräsentiert den letzten Ausläufer des Lophiotheriumstammes. $^4/_5$ natürl. Größe. (Nach Ch. Depéret.)

der im Unterpliozän ganz Eurasien überflutet (die Einwanderung nach Europa erfolgte sicher über Ostasien), der sich in die oberpliozänen Arten der lebenden Gattung Equus fortsetzt. In Nordamerika entstand aus Protohippus der blind endende Stamm der Neohipparion-Arten (Obermiozän bis Unterpliozän Nord-

amerikas) sowie der gleichalterige Pliohippus-Stamm. Neuerlich trennen sich zwei Stämme: ein Zweig der nordamerikanischen Equiden wandert nach Trockenlegung der Verbindungsbrücke mit Südamerika dorthin aus und erlischt mit Hippidium, Hyperhippidium und Onohippidium im Plistozän Südamerikas. Der andere Stamm bleibt in Nordamerika und entwickelt sich aus Pliohippus zu einer Gattung, die zwar sehr Equus-ähnlich ist, aber wegen der verschiedenen Herkunft als Neohippus nov. gen. zu bezeichnen ist. Neohippus erlischt im Plistozän Nordamerikas ohne Nachkommen.

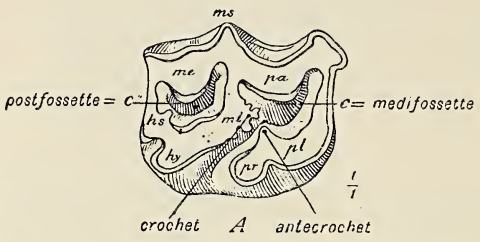


Fig. 218. Oberer Milchmolar von Merychippus aus dem Obermiozän Nordamerikas. Natürliche Größe. (Nach H. F. Osborn.)

Die Phylogenie der Pferdestämme siehe beifolgende Tabelle.

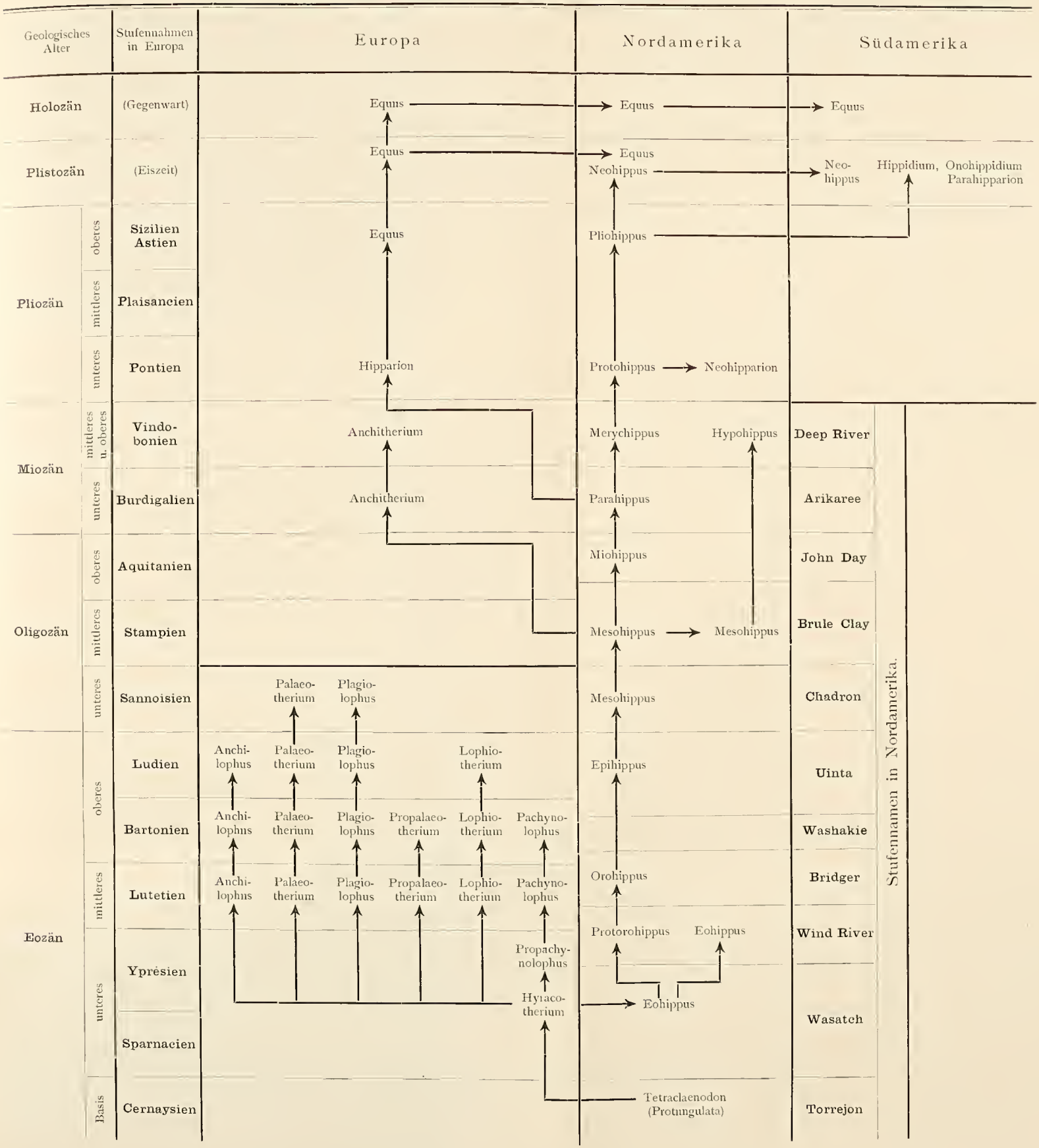
Die Reduktion der Seitenzehen läßt sich namentlich bei den echten Pferden Schritt für Schritt verfolgen. Die auf Seite 136 mitgeteilte Abbildung (Fig. 94) zeigt die stufenweise Reduktion der

Fig. 219. Schädel eines nordamerikanischen Equiden aus dem Oberoligozän: Mesohippus acutidens aus dem oberen John Day (Promerycochoerus-Zone) von Oregon. Schädellänge 23,8 cm. (Nach W. J. Sinclair, 1905.)

Seitenzehen und den frühzeitigen Verlust des Daumens, dem erst später der fünfte Finger folgt.

Unter den erloschenen Equiden aus dem Eozän Europas begegnen wir in Palaeotherium, das zuerst von Cuvier aus dem Pariser Gips beschrieben wurde, plumpen, tapirähnlichen Tieren, während andere Stämme wie Plagiolophus schlank-

Stammesgeschichte der Equiden.



füßige, leicht gebaute Tiere waren, bei denen die Seitenzehen bereits einen hohen Reduktionsgrad erreicht hatten.

Fig. 220. Schädel eines eurasiatischen Equiden aus dem Unterpliozän: Hipparion minus aus dem Unterpliozän von Samos. — Ungefähr $^1/_4$ natürlicher Größe. (Nach Th. Kormos, 1913.)

Die letzte Familie der Unpaarhufer bilden die ausgestorbenen Titanotheriidae.

Diese Perissodactylenfamilie erscheint im Eozän Nordamerikas und erlischt im Oligozän. In Europa sind nur sehr seltene Reste von T. nachgewiesen (Brachydiastematherium transsylvanicum aus dem Mitteleozän Siebenbürgens; Menodus? rumelicus aus dem Alttertiär Rumäniens). Die Tiere erreichten gewaltige Körper-

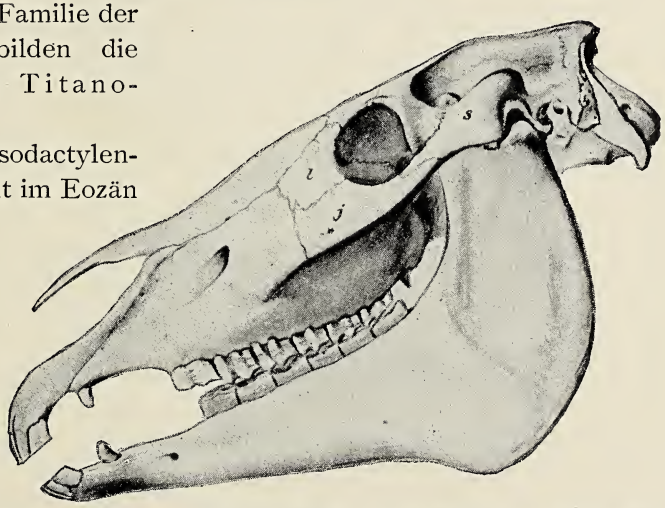


Fig. 221. Schädel eines rezenten Pferdehengstes, Equus spec. (Nach J. E. V. Boas.)

größe; die am höchsten spezialisierten Gattungen standen an Größe den Elefanten gleich. Das obere Gebiß ist typisch bunoselenodont,

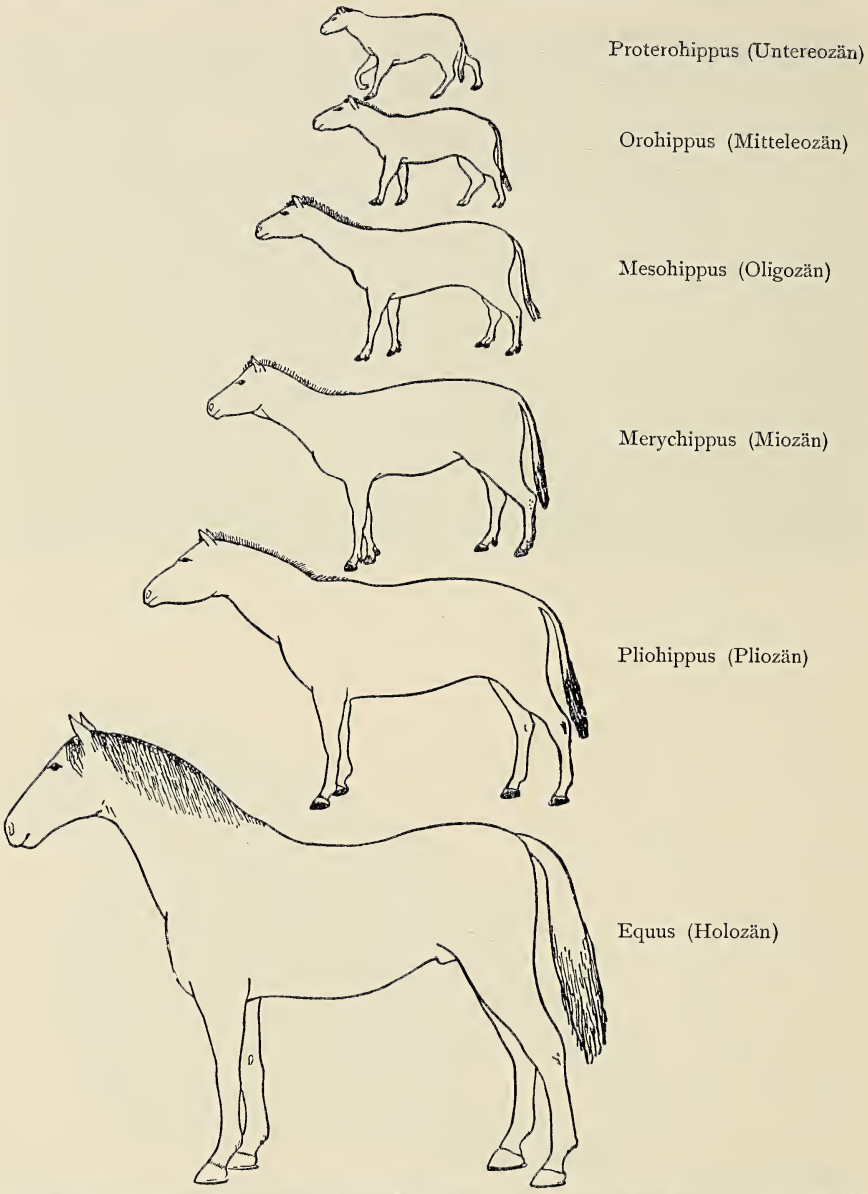


Fig. 222. Fünf fossile nordamerikanische Pferde, im gleichen Größenverhältnisse wie das lebende Pferd rekonstruiert. (Nach R. S. Lull.)

das untere lophodont; ihre Nahrung dürfte ausschließlich aus saftigen, weichen Pflanzen bestanden haben, da die breitkronigen,

sehr niederen Zähne nicht für das Zerreiben harter, trockener Pflanzen geeignet waren. Ursprünglich hornlos, erhielt der Schädel im Laufe der Stammesgeschichte mächtige Zapfen, die paarig angeordnet waren und vom hinteren Ende der Nasenbeine sehr schräge nach vorne vorsprangen; diese Protuberanzen waren bei den Weibchen kleiner. Die Gliedmaßen waren bei den jüngsten Gattungen elefantenartig; die Hand war vierzehig, der Fuß dreizehig, also ähnlich wie bei den Tapiren. Osborn hat verschiedene ge-

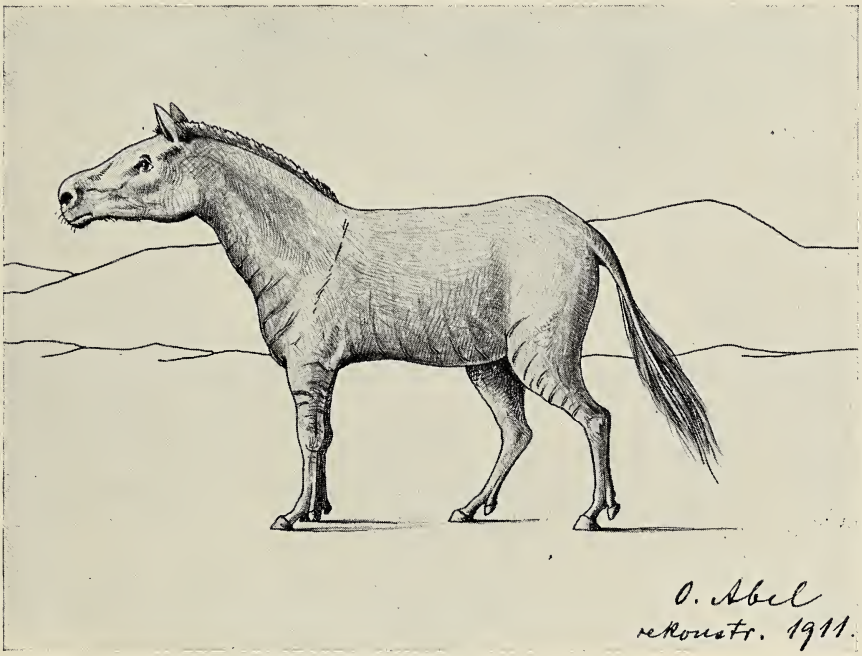


Fig. 223. Rekonstruktion von Hipparion mediterraneum aus dem Unterpliozän von Pikermi in Attika.

schlossene Stammesreihen nachweisen können. Es werden zwei Unterfamilien unterschieden, die primitiveren Palaeosyopinae und die spezialisierteren Titanotheriinae.

Unter den Palaesyopinae, den Vorläufern der Titanotheriinae, ist Lambdotherium aus dem Untereozän (Wind River) von Wyoming deshalb wichtig, weil es das Bindeglied zwischen den Titanotheriiden und primitiveren Perissodactylen bildet. Es schließt sich ebenso wie z. B. Hyracotherium enge an die Protungulata an, die ja nur durch eine künstliche und willkürlich gezogene Grenze von den jüngeren Ungulatenstämmen getrennt

sind. Die Gliedmaßen waren hoch und schlank und ähnelten Eohippus. Palaeosyops (Fig. 226), mit vollständigem Gebiß, war im Mitteleozän Nordamerikas sehr häufig. Der Schädel war plump und kurz. Außer dieser kamen noch zahlreiche andere Gattungen im Eozän Nordamerikas vor, z. B. Dolichorhinus (Fig. 227), in Europa nur Brachydiastematherium (nur Unterkiefer bekannt).

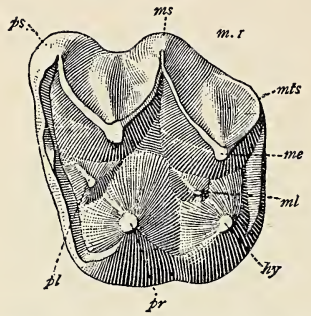


Fig. 224. Der erste obere linke Molar eines primitiven Titanotheriiden, Palaeosyops maior, aus den Bridger Beds (Mitteleozän) von Wyoming, in natürl. Größe. Rechnet man den aus dem Basalband entstandenen Hypocon (hy) ab, so ist der ursprüngliche trituberkuläre Bau noch rein erhalten. (Nach H. F. Osborn.)

In der Unterfamilie Titanotheriinae hat Osborn (1902) vier Stammreihen nachgewiesen, die durch die Gattungen Titanotherium, Megacerops, Symborodon und Brontotherium vertreten sind.

I. Stamm: Titanotherium (Fig. 228). — Dolichocephaler Schädel mit kurzen, divergenten Hörnern vor den Augenhöhlen. Nasenbeine lang, schmal. I rudimentär, C sehr lang, spitz; $\frac{4}{4}$ P. —

II. Stamm: Megacerops (Fig. 225, 229, 230). — Brachycephaler Schädel mit kurzen, weiter vorne stehenden Hörnern; Nasenbeine kurz und breit; 1 bis 2 Paar Inzisiven oben und unten; C von mittlerer Länge, spitz; $\frac{4}{4-3}$ P.

III. Stamm: Symborodon. — Sehr lange Hörner un-

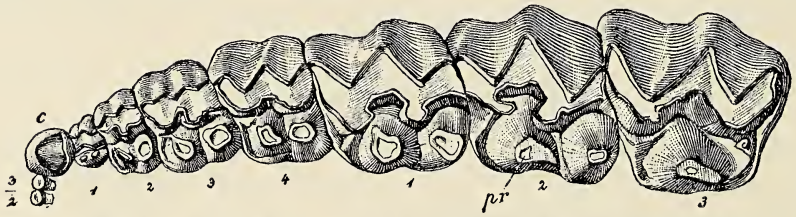


Fig 225. Die obere linke Zahnreihe eines spezialisierten Titanotheriiden (Megacerops tichoceras) aus den White River-Beds (Titanotheriumzone, Unteroligozän) Nordamerikas. $^1/_3$ der natürlichen Größe. (Nach H. F. Osborn.)

mittelbar über den Augenhöhlen. Nasenbeine dünn. I fehlend, C sehr klein.

IV. Stamm: Brontotherium. — Zu bedeutender Größe erwachsen. Hörner vor den Augenhöhlen. Schädel durch enorme Ent-

wicklung des Hinterhaupts lang erscheinend, aber trotzdem brachycephal. Die Nasenbeine sind verkürzt. $\frac{2}{2}$I; C kurz und stumpf; $\frac{4-3}{4-3}$P.

Die Hauptentwicklung der Titanotherien fällt in das Oligozän Nordamerikas; aus Europa sind nur vereinzelte Zähne aus dem Tertiär Rumäniens bekannt.

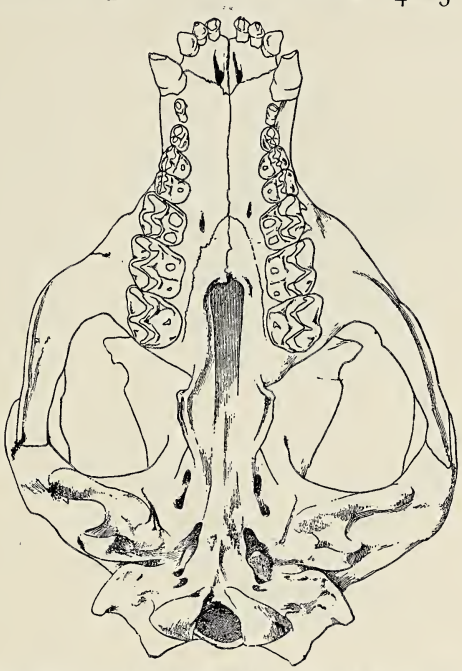


Fig. 226. Schädel von Palaeosyops Leidyi aus dem Mitteleozän Nordamerikas (Bridger Beds von Henry Fork, Wyoming). ca. $^1/_5$ natürlicher Größe. (Nach H. F. Osborn, 1908.)

Die erloschenen Ancylopoden.

Die Ancylopoden umfassen nur eine Familie, die Chalicotheriidae.

Das Gebiß dieser Formen war titanotherienartig; Hand und Fuß trugen drei Zehen mit großen, zurückziehbaren Endkrallen; die Endphalangen sind tief gespalten.

Die oberen Molaren besitzen eine W-förmige Außenwand mit einem kleinen und einem großen Innenhöcker. Die unteren Molaren sind wie bei den meisten Unpaarhufern

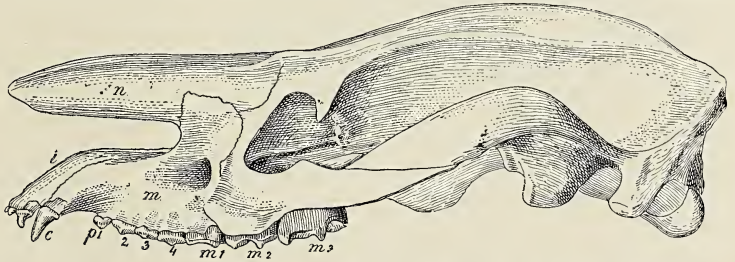
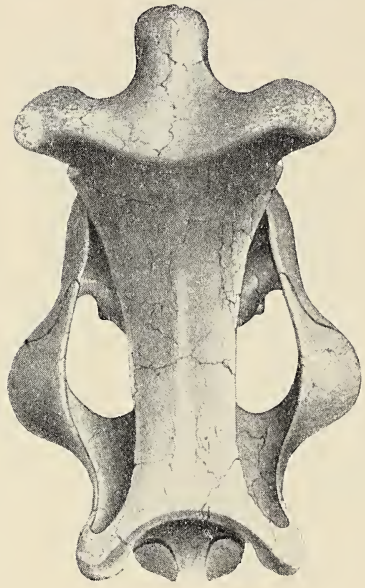


Fig. 227. Schädel von Dolichorhinus hyognathus aus dem Obereozän (Eobasileuszone) Nordamerikas. $^1/_6$ natürlicher Größe. (Nach H. F. Osborn.)

aus zwei V-förmigen Halbmonden aufgebaut, wodurch sie sich von den unteren Molaren der Titanotheriiden mit drei Halbmonden unterscheiden.

Die Chalicotheriiden treten zuerst im Mitteleozän Nordamerikas auf (Eomoropus), erscheinen dann im Oligozän Europas (Schizotherium), im Miozän wieder in Nordamerika (Moropus) und entwickeln sich zur selben Zeit in Europa zu Macrotherium, aus dem die pliozäne Gattung Chalicotherium hervorging, über Eurasien verbreitet war und in China im Plistozän erlosch.



Die Chalicotheriidae scheinen Steppentiere gewesen zu sein, deren Nahrung wahrscheinlich aus weichen, saftigen Pflanzen bestand. Wahrscheinlich befähigten die großen Krallen die Tiere dazu, in Zeiten der Trockenheit unterirdische Pflanzenknollen auszugraben oder sukkulente Pflanzen zu zerreißen.

Die vorzeitlichen Herrentiere (Primaten).

Die Primaten umfassen zwei verschiedene Unterordnungen, die Lemuroidea (= Prosimiae) oder Halbaffen und die Anthropoidea (Affen), dem die Familie der Hominidae (Menschen) angehört.

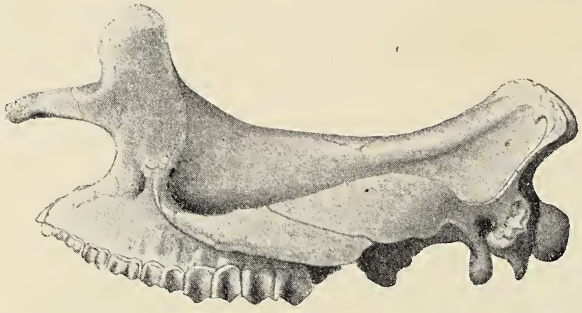


Fig. 228. Schädel von Titanotherium ingens aus dem Oligozän (White River-Beds) der Ostabhänge der Rocky Mountains in Colorado, in $^1/_{12}$ natürlicher Größe, von der Seite und von oben gesehen. (Nach O. C. Marsh, 1874.)

Die älteste Gruppe sind die Lemuroidea. Die Abgrenzung dieser ältesten Primaten hat wegen der primitiven Merkmale mehrerer Gattungen, die von verschiedenen Autoren den Halbaffen eingereiht wurden, große Schwierigkeiten bereitet, und es bestehen noch jetzt Meinungsunterschiede über die Stellung einzelner Familien, wie der Hyopsodontidae und der Mixodectidae. Sie sind, nach

dem Vorschlage von Max Schlosser (1911), hier den Insectivoren eingereiht worden. Somit bleiben einstweilen nur 6 Familien im Verbande der Lemuroidea: die Adapidae, Notharctidae, Anaptomorphidae, Tarsiidae, Lemuridae, Archaeolemuridae und Chiromyidae.

Alle Halbaffen haben eine opponierbare Großzehe und sind fast immer fünfzehig. Die Finger und Zehen tragen Nägel oder Krallen; der Schädel fällt durch die Größe der Augenhöhlen auf, die bei den primitiven Formen seitlich gestellt sind, bei den spezialisierteren aber nach vorne gerückt und stets gegen hinten durch eine Knochenwand abgeschlossen sind. Das fast immer vollständige Gebiß erleidet bei den Adapidae durch den Verlust eines oberen und unteren I jederseits eine Reduktion; bei den Anaptomorphidae können die unteren I bis auf einen reduziert sein, und ebenso fehlen bei Anaptomorphus die beiden vorderen unteren P. Den Tarsiidae fehlen die vorderen P, sowie zwei untere I. Bei den echten Lemuren fehlt im Schneidezahn- und Lückenzahnabschnitt oben und unten je ein Zahn; weitergehende Reduktionen zeigen die Archaeolemuridae und Chiromyidae.

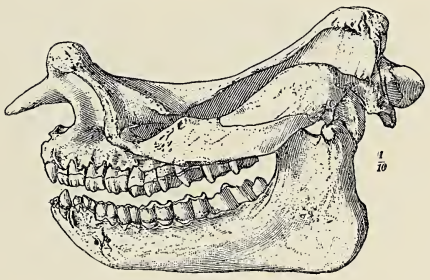


Fig. 229. Schädel von Megacerops Marshi. Mittlere Titanotherium-Beds (Unteroligozän Nordamerikas). ca. $^1/_{13}$ natürlicher Größe. (Nach H. F. Osborn.)

Heute vorwiegend madagassisch, in geringer Zahl auch in Afrika und Südasien lebend, waren die Lemuroidea im Eozän in Europa und Nordamerika verbreitet. Sie sind jedenfalls seit sehr früher Zeit vom Stamme der Anthropoidea oder echten Affen getrennt, deren älteste Gattungen im Unteroligozän Ägyptens erscheinen. Unter den Lemuroidea kommen als Stammformen der Anthropoidea in erster Linie folgende Gattungen in Betracht: Anaptomorphus, Notharctus, Pelycodus und Cryptopithecus.

Die erste Familie der Lemuroidea bilden die erloschenen Adapiden, die in Europa und Nordamerika vom unteren bis zum oberen Eozän lebten; die Schneidezähne sind auf zwei Paare oben und unten reduziert. Man kennt nur von Adapis (Fig. 232) aus dem oberen Eozän Frankreichs und der Schweiz sowie von Pronycticebus aus den französischen Phosphoriten gut erhaltene und fast vollständige Schädel, während von den übrigen Adapidengattungen nur Frag-

mente des Schädels oder Unterkiefers vorliegen. Der Gesamtcharakter des Schädels gleicht dem der lebenden Lemuren; ebenso bietet auch das übrige Skelett, das in den wichtigsten Teilen bekannt ist, keine Gegensätze zu den Lemuren dar.

Die älteste bisher bekannte Halbaffengattung ist Protadapis aus dem Untereozän Frankreichs, der zuerst in die Verwandtschaft des gleichaltrigen Plesiadapis gestellt und den Insectivoren eingereiht wurde. Stehlin hat jedoch 1912 eingehend dargelegt, daß zwar Plesiadapis den Insektenfressern anzugliedern, Protadapis da-

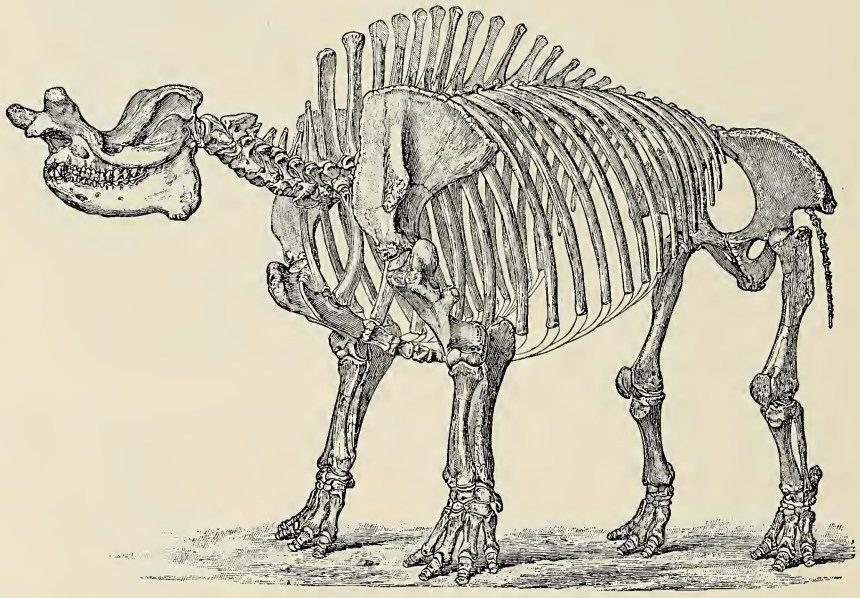


Fig. 230. Skelett von Megacerops robustus aus dem Oligozän Nordamerikas (White River-Beds, Titanotheriumzone), von O. C. Marsh 1874 in Dakota entdeckt. Ungefähr $^1/_{40}$ der natürlichen Größe. (Nach O. C. Marsh.)

gegen als der älteste Adapidenrest anzusehen sei, den wir bis jetzt aus Europa besitzen.

Das Gebiß der jüngeren Gattung Adapis (Fig. 232) aus dem europäischen Obereozän weist schaufelförmige obere und meißelförmige untere Schneidezähne auf, während die oberen Eckzähne klein sind und eine stumpfe Spitze besitzen. Die Prämolaren sind sehr einfach gebaut; die Molaren des Oberkiefers und Unterkiefers sind vierhöckerig, und zwar sind die vier Höcker der vier unteren Molaren durch zwei schräge Kämme verbunden.

Im Untereozän Nordamerikas sind Vertreter von zwei verschiedenen Primatenstämmen entdeckt worden, die sich auf die Familien der Notharctiden und Anaptomorphiden verteilen. Die Notharctiden beginnen im Wasatch mit der Gattung Pelycodus (Fig. 233, 234A), die noch eine lange Schnauze und unverschmolzene Unterkieferäste besitzt; die oberen Molaren sind dreieckig, da der Hypocon erst im Entstehen begriffen (»orimentär«) ist; das Mesostyl fehlt noch. Aus Pelycodus ging die Gattung Notharctus (Fig. 234B und C hervor, die zuerst im Wind River auftritt, im Uinta erlischt und eine höhere Entwicklungsstufe als Pelycodus darstellt, da die oberen Molaren durch Größenzunahme des Hypocons einen mehr viereckigen Umriß erhalten und ein Mesostyl erscheint; überdies ist die Schnauze von Notharctus verkürzt, und die beiden Unterkieferäste sind miteinander verschmolzen. Die letzten Untersuchungen über diese Formen durch H. G. Stehlin (1912) haben gezeigt, daß die nordamerikanischen Notharctiden mit dem europäischen Adapis nicht verwandt sind und einen blind endigenden Seitenzweig des Primatenstammes darstellen. Möglicherweise bestehen engere Beziehungen zu Protadapis, doch sind die bisher bekannten Reste zu dürftig, um in dieser Frage zu einem entscheidenden Urteile zu gelangen.

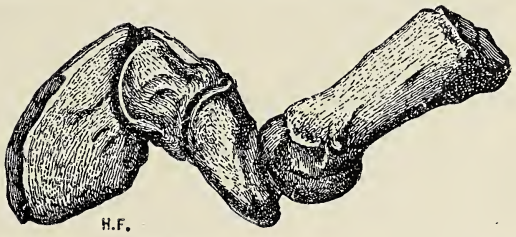


Fig. 231. Vierte Zehe von Macrotherium aus dem Miozän von Sansans, Frankreich, von der Seite gesehen. 1/3 natürlicher Größe. (Nach A. Gaudry.)

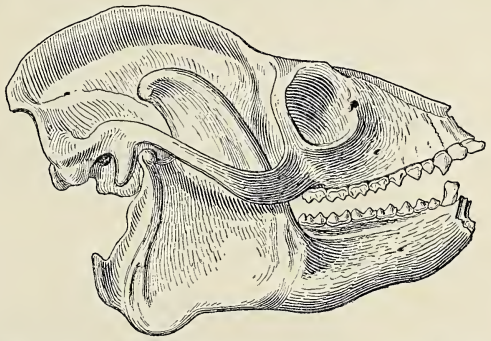


Fig. 232. Adapis parisiensis. — Phosphorite des Quercy in Frankreich (Obereozän.) Schädel in natürlicher Größe. (Nach H. Filhol.)

Die Anaptomorphiden erscheinen zuerst im Untereozän (Wasatch und Wind River) Nordamerikas mit der winzigen Gattung Anaptomorphus (Fig. 235), die nach Max Schlosser wahrscheinlich den Ausgangspunkt aller Anthropoidea, zum mindesten aber der Simiiden bildet. Anaptomorphus ist im Wasatch, Wind River und

Bridger entdeckt worden; neben ihm treten verschiedene andere kleine Gattungen auf wie Omomys, Hemiacodon und Washakius. Notharctus uintensis aus dem Uinta ist der letzte Lemuroide auf nordamerikanischem Boden.

Wahrscheinlich gehört die Gattung Necrolemur aus dem Obereozän Europas in dieselbe Familie wie Anaptomorphus; die am besten bekannte Art ist Anaptomorphus homunculus. Die oberen Molaren sind trituberkulär, viel breiter als lang (Fig. 236A), und der Eckzahn ist durch eine kleine Lücke vom dritten Prämolaren getrennt, während der erste und zweite obere Prämolar bereits fehlen. Der Grund für dieses Verschwinden der vorderen Prämolaren ist ein ganz anderer als bei den Huftieren, bei denen das Verschwinden der vorderen Lückenzähne auf dem Nichtgebrauche infolge geänderter Gebißfunktionen beruht; bei Anaptomorphus ist das Verschwinden der vorderen Prämolarenpaare im Ober- und Unterkiefer durch die Verkürzung des Gesichtsschädels bedingt, die zur Zusammendrängung der Zähne führte. Bei Necrolemur ist nur im Schneidezahnabschnitt eine auffallende Reduktion zu beobachten, da im Unterkiefer nur noch ein Schneidezahnpaar entwickelt ist, im Zwischenkiefer aber noch zwei

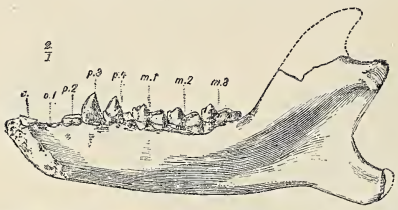


Fig. 233. Unterkiefer von Pelycodus frugivorus. Wasatch. Natürliche Größe. (Nach H. F. Osborn, 1902.)

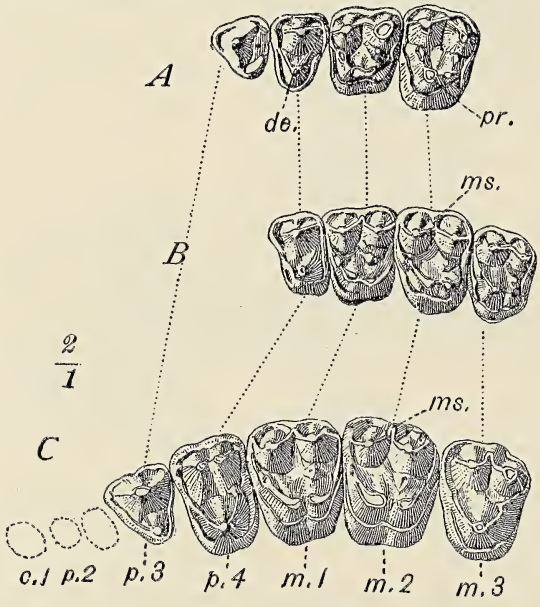


Fig. 234. A Pelycodus frugivorus. Wasatch. $^2/_1$ natürlicher Größe. B Notharctus nunienus. Wind River. $^2/_1$ natürlicher Größe. C Notharctus spec. Bridger. $^2/_1$ natürlicher Größe. (Entwicklung der oberen Molaren der Notharctiden). (Nach H. F. Osborn, 1902.)

Schneidezahnpaare vorhanden sind; von den Prämolaren fehlt bei Necrolemur erst das vorderste Paar im Oberkiefer (Fig. 237).

Von der durch den lebenden Gespensteraffen (Tarsius) vertretenen Familie der Tarsiidae ist noch kein fossiler Vertreter bekannt.

Fig. 235. Schädel von Anaptomorphus homunculus. Wasatch Beds. Natürl. Größe. (Nach H. F. Osborn, 1902.)

Die heute auf Madagaskar beschränkte Familie der echten Lemuren (Lemuridae) ist erst seit dem Plistozän bekannt. In den jungquartären Ablagerungen Madagaskars fanden sich an verschiedenen Stellen, wie in den Sümpfen von Ambolisatra, in Belo, in den Höhlen von Andramohana usw. Reste von Lemuren, die zum Teile sehr beträchtliche Größe erreichten, wie Megaladapis, dessen Größe die eines Schimpansen übertraf. Namentlich der Schädel fällt durch seine Größe und die gewaltigen Eckzähne auf (Fig. 238). Schlosser (1911) betrachtet Megaladapis als den Nachkommen von Adapis, aber Stehlin bestreitet diese Beziehungen (1912) und sieht Adapis als eine erloschene Gattung an. Die oberen Schneidezähne sind bei Megaladapis, dessen Zahnformel $\frac{0 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}$ lautet, gänzlich verloren gegangen.

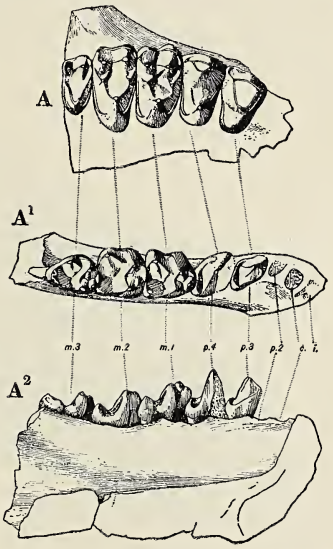


Fig. 236. A Oberkiefermolaren, A_1 und A_2 Unterkiefermolaren von Anaptomorphus homunculus. Wasatch $^3/_1$ natürl. Größe. (Nach H. F. Osborn, 1902.)

Eine zweite, etwas kleinere Lemurengattung aus dem Jungquartär Madagaskars ist Palaeopropithecus mit der Zahnformel $\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3}$.

Neben diesen vorzeitlichen Lemuren treten im Plistozän Madagaskars Formen auf, die der erloschenen Familie der Archaeolemuriden angehören. Auffallenderweise sind im Zahnbaue Ähnlichkeiten mit den Hundsaffen (Cynopithecidae, = Cercopithecidae) vorhanden. Die Gattungen Archaeolemur (Fig. 238), Bradylemur und Hadropithecus besitzen die Zahnformel $\frac{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}$. Be-

sonders bemerkenswert ist die Geräumigkeit der Hirnhöhle von Archaeolemur, dem auch der sonst wohl entwickelte mittlere Schädelkamm fehlt; die Augenhöhlen sind nach vorne gerichtet.

In der Gegenwart lebt auf Madagaskar ein sehr eigentümlicher Halbaffe, das Fingertier (Chiromys madagascariensis), das der Vertreter eines Seitenastes der Lemuroidea ist. Ob einzelne Kieferstücke und Gliedmaßenreste aus dem Bridger von Wyoming wirklich zu den Chiromyiden gehören (Metachiromys), ist noch zweifelhaft.

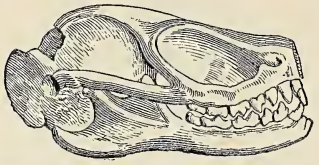


Fig. 237. Necrolemur antiquus. Phosphorite des Quercy, Frankreich (Obereozän). Schädel in natürlicher Größe. (Nach H. Filhol.)

Die ersten echten Affen (Anthropoidea) erscheinen im Unteroligozän Ägyptens, und die Merkmale ihres Gebisses weisen darauf hin, daß wir den Ursprung der Anthropoidea bei den Anaptomorphidae zu suchen haben.

Im Mittelmiozän erscheinen auch in Europa echte Affen; etwa gleichzeitig tritt in Südamerika der erste Cebide, Homunculus patagonicus (Santa Cruz-Schichten) auf. Da Südamerika vom Untereozän bis zum Unterpliozän gänzlich von den anderen Weltteilen abgeschnitten war, so müssen die platyrrhinen Affen, beziehungsweise deren Ahnen schon im Untereozän von Nordamerika aus mit den übrigen Elementen der neogäischen Fauna eingewandert sein, und wir haben im Eozän Patagoniens primitive Anthropoidea ebenso zu erwarten wie primitive Nagetiere, die gleichfalls schon im Untereozän von Nordamerika aus eingewandert sein müssen, obwohl die ältesten Reste von Nagetieren in Südamerika erst an der oberen Grenze des Oligozäns in den Pyrotheriumschichten auftreten (Caviinae). Auch im Miozän und Plistozän Südamerikas finden sich Vertreter der rein neogäischen Platyrrhinen.

Fig. 238. Megaladapis Edwardsi. Jungquartär von Andramohana, Madagaskar. $^2/_9$ natürl. Größe. (Nach L. von Lorenz, 1905.)

Im Pliozän treten auch in Asien fossile Affen auf. Der viel besprochene Pithecanthropus gehört jedoch bereits dem Plistozän an. Aus dem Plistozän Chinas hat Schlosser einen isolierten Zahn beschrieben, der vielleicht einem großen Menschenaffen angehört.

Die primitivsten Affen aus dem Unteroligozän Ägyptens schließen sich den Anaptomorphidae an, während sich der Stamm des Menschenaffen zum Teil parallel mit dem Menschenstamme oder den Hominiden aus einer gemeinsamen Wurzel entwickelt hat.

Fig. 239. Schädel von Archaeolemur Majori aus dem Plistozän von Madagaskar in $^1/_2$ natürlicher Größe, von rechts gesehen. (Nach G. Grandidier, 1905.)

Die ältesten bis jetzt bekannten Affen sind aus dem Unteroligozän Ägyptens bekannt. Bis jetzt liegen zwar nur Unterkieferreste vor, aber diese genügen, um mit voller Sicherheit die systematische Stellung dieser kleinen Gattungen zu bestimmen. Die beiden Gattungen Moeripithecus und Parapithecus (Figur 240) besitzen kleine Schneidezähne, einen kleinen Eckzahn, der stark nach vorne gerichtet ist, sowie drei Prämolaren (der vorderste fehlt). Die Unterkieferhälften bleiben lange Zeit getrennt und verschmelzen erst im Alter miteinander.

Fig. 240. Parapithecus Fraasi. Unteroligozän des Fayûm, Ägypten. Unterkiefer in natürlicher Größe. (Nach M. Schlosser, 1911.)

Die fossilen Affen Südamerikas, denen F. Ameghino eine hohe Bedeutung für die Stammesgeschichte der Anthropoidea

zusprach, die sie jedoch nicht besitzen, verteilen sich auf die heute noch lebenden und auf Südamerika beschränkten Familien der Krallenaffen (Hapaliden) und Greifschwanzaffen (Cebiden). Von den Hapaliden kennt man nur eine vorzeitliche Art, welche der heute noch lebenden Gattung Hapale angehört; diese fossile Art (Hapale penicillata) wurde in brasilianischen Knochenhöhlen entdeckt und ist plistozänen Alters.

Die Cebiden sind im Miozän Patagoniens durch drei Gattungen vertreten, Homunculus (Fig. 241), Anthropops (Fig. 242) und

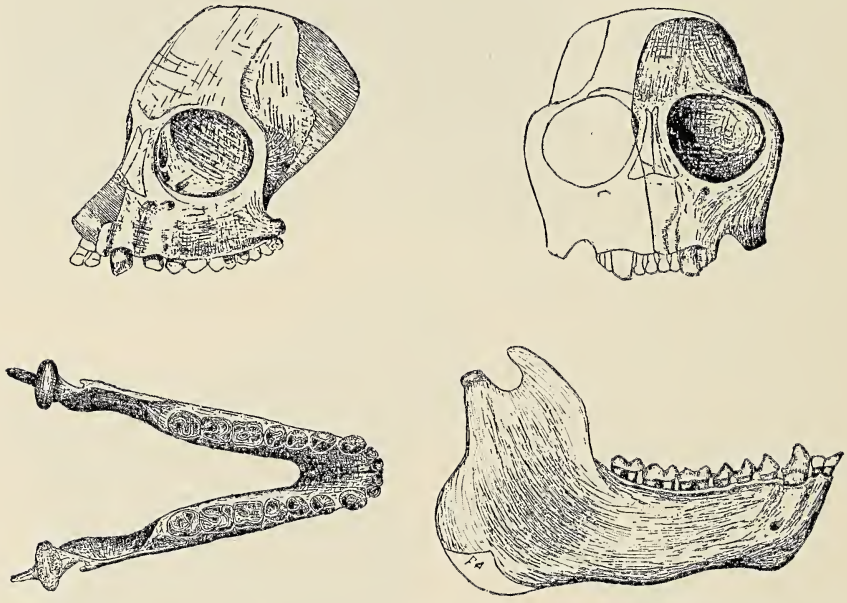


Fig. 241. Homunculus patagonicus. Miozän von Santa Cruz, Patagonien. Schädel und Unterkiefer in natürlicher Größe. (Nach F. Ameghino.)

Eudiastatus (Fig. 243). Da diese Gattungen die typischen Merkmale der lebenden Greifschwanzaffen besitzen, so sind sie zwar für die Geschichte der südamerikanischen Affen von Bedeutung, können aber in keiner Weise den Rang von Ahnenformen der altweltlichen Affen beanspruchen.

Die Familie der Hundsaffen oder Cynopitheciden (= Cercopithecidae) umfaßt nur altweltliche Affen und zwar die Paviane, Makake, Meerkatzen, Stummelaffen und Schlankaffen. Die ersten Hundsaffen, die sich bereits enge an lebende Gattungen anschließen,

erscheinen im Unterpliozän von Europa und Ostindien (Siwalik Hills); im Oberpliozän von Europa, Algier und Ostindien (Siwalik Hills) treten gleichfalls Hundsaffen auf, verschwinden aber bis auf die einzige noch in Europa wild lebende Gattung Macacus (Inuus) schon am Ende der Pliozänzeit. Nur Macacus ist an mehreren Stellen im Plistozän Europas entdeckt worden (Württemberg; Haute Garonne; Sardinien bei Cap Faro). Heute leben Cynopitheciden außer in Europa noch in Afrika und Asien und sind eine typisch altweltliche Gruppe geblieben.

Fig. 242. Anthropops perfectus. Miozän von Santa Cruz, Patagonien. Unterkieferfragment in natürlicher Größe. (Nach F. Ameghino.)

Der am besten bekannte fossile Cynopithecide ist Mesopithecus pentelicus (Fig. 244) aus dem Unterpliozän von Pikermi in Attika, wo er nicht selten gefunden wird. Die erste Entdeckung des Mesopithecus im Jahre 1838 durch einen bayrischen Soldaten gelegentlich eines Patrouillenganges erregte in der wissenschaftlichen Welt ungeheures Aufsehen, da Cuvier die Existenz fossiler Affen geleugnet hatte und dies der erste Fund eines vorzeitlichen Affen war. Mesopithecus spielt jedoch nur als Ahnenform der Hundsaffen eine Rolle, ebenso wie der unterpliozäne Oreopithecus vom Monte Bamboli in Toskana und der vor kurzem entdeckte Libypithecus aus dem Mittelpliozän des Natrontales in Ägypten, den E. v. Stromer 1913 beschrieb (Fig. 245).

Fig. 243. Unterkieferfragment von Eudiastatus lingulatus. Miozän von Santa Cruz, Patagonien. Natürliche Größe. (Nach F. Ameghino.)

Im Oberpliozän Ostindiens und Algiers treten fossile Arten der lebenden Gattung Cynocephalus auf; im Pliozän von Europa und Ostindien ist Semnopithecus entdeckt worden; verschiedene Arten des mit Mesopithecus nahe verwandten Felsenaffen Macacus (= Inuus) sind im Mittelpliozän Europas, im Pliozän und Plistozän von Ostindien, im Plistozän von Java und im Plistozän von Europa entdeckt worden.

Vorzeitliche Menschenaffen oder Simiiden sind bis heute nur in Ägypten, Mitteleuropa, Südeuropa und Ostindien entdeckt worden. Die Simiiden stehen den Hominiden nahe, sind aber

wahrscheinlich schon seit dem Alttertiär von ihnen getrennt und stellen seit dieser Zeit einen selbständigen Zweig der Primaten dar. Stimmen auch die Menschenaffen in sehr vielen Merkmalen

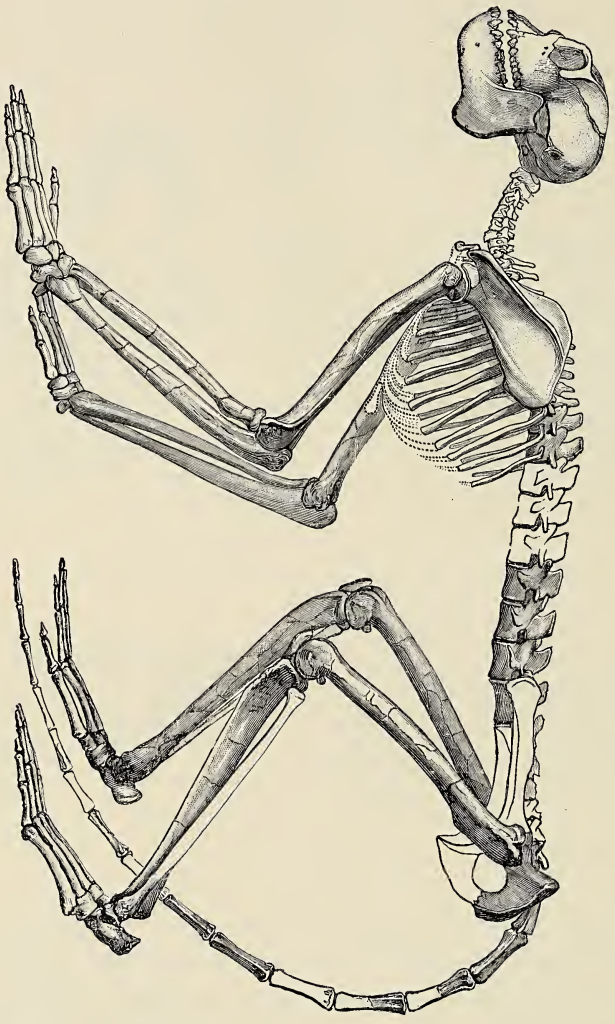


Fig. 244. Mesopithecus pentelicus. Unterpliozän von Pikermi. Etwa 1/3 natürlicher Größe. (Nach A. Gaudry.)

des Skelettbaues mit den Hominiden überein, so bestehen doch einzelne Unterschiede, die für eine in sehr früher Zeit erfolgte Trennung beider Äste sprechen. So hat z. B. kein lebender Menschenaffe den primitiven Bau der Menschenhand bewahrt, die noch

durchaus an Phenacodus (Fig. 92) erinnert, sondern bei allen ist durch immer weiter vorgeschrittene Anpassung an das Leben im Geäste der Bäume eine Rückbildung des Daumens und eine Verlängerung der ganzen Hand und der Arme überhaupt eingetreten, eine Folge des Schwingkletterns.

Der älteste und primitivste Menschenaffe, der höchstwahrscheinlich eine Stammform der jüngeren Menschenaffen und viel-

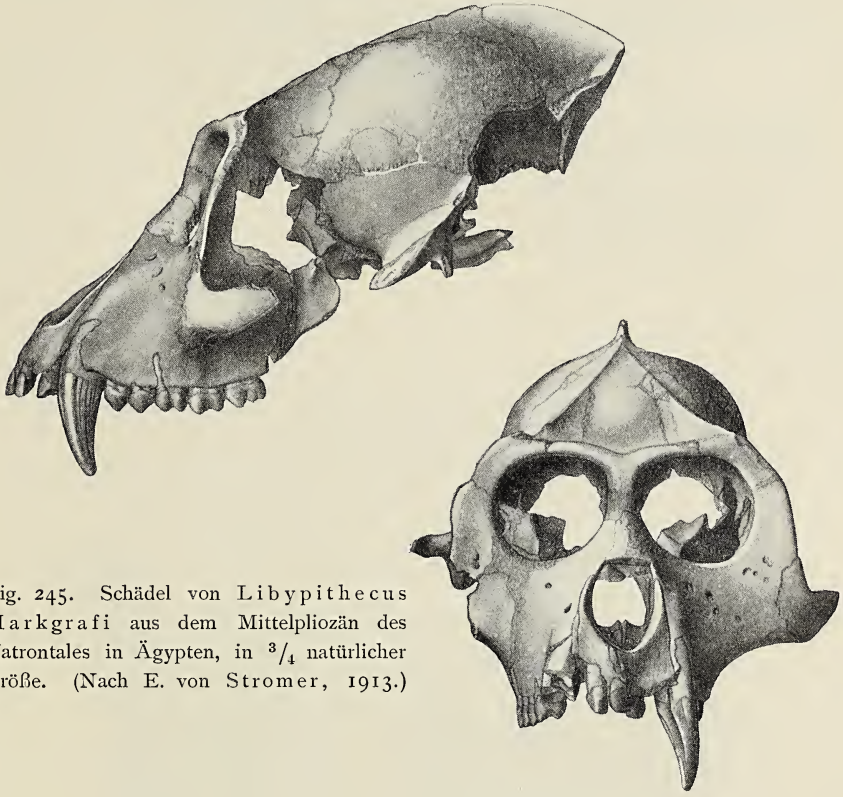


Fig. 245. Schädel von Libypithecus Markgrafi aus dem Mittelpliozän des Natrontales in Ägypten, in $^3/_4$ natürlicher Größe. (Nach E. von Stromer, 1913.)

leicht auch der Hominiden darstellt, ist Propliopithecus aus dem Unteroligozän Ägyptens, den Max Schlosser 1911 beschrieb. Es steht dem miozänen Pliopithecus sehr nahe, der von zahlreichen Fundorten in Mitteleuropa bekannt ist. Dieser kleine Affe gehört in die nächste Verwandtschaft der Gibbone (Hylobates), unterscheidet sich jedoch von ihnen durch eine größere Höhe des Unterkiefers. Hylobates selbst ist fossil noch nicht bekannt.

In Ostindien wurde in den Pliozänbildungen der Siwalikberge der Oberkieferrest eines größeren Menschenaffen entdeckt, der als Palaeopithecus beschrieben wurde. Die Molaren besitzen eine gewisse Ähnlichkeit mit jenen des Menschen; indessen scheint Palaeopithecus nicht der Ahnenreihe des Menschen, sondern jener des Schimpansen anzugehören, dessen Größe er erreichte.

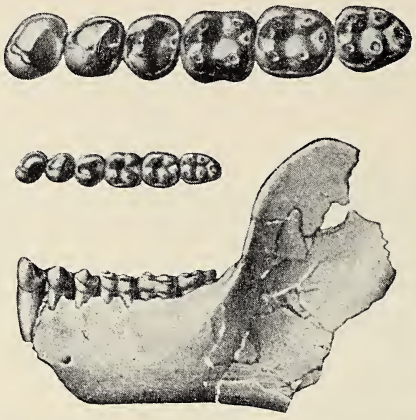


Fig. 246. Propliopithecus Haeckeli. Unteroligozän des Fayûm, Ägypten. Unterkiefer in natürlicher Größe. Oben: Unterkieferzähne in $^2/_1$ natürlicher Größe. (Nach M. Schlosser 1911.)

Die größte Menschenähnlichkeit zeigen die Molaren eines vorzeitlichen Menschenaffen aus dem Miozän von St. Gaudens (Fig. 247 und 248) am Nordabhang der Pyrenäen und von Theben-Neudorf bei Wien, sowie aus den unterpliozänen Bohnerzen Schwabens und dem Unterpliozän Ostindiens. Nach Schlosser gehört ein im Unterpliozän von Eppelsheim bei Worms entdeckter Oberschenkelknochen zu derselben Gattung. Die verwandtschaftlichen Beziehungen von Dryopithecus zu den übrigen Menschenaffen sind noch nicht genügend aufgeklärt.

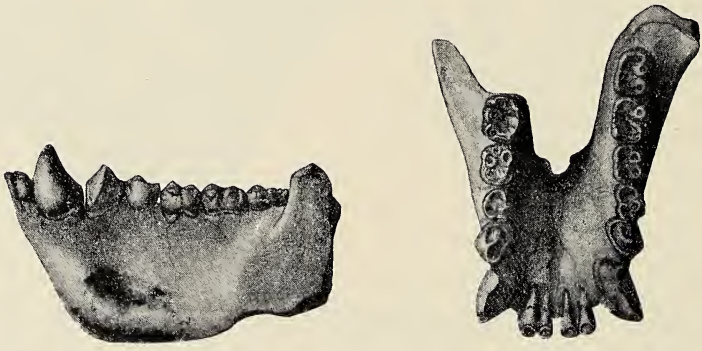


Fig. 247 und 248. Unterkiefer von Dryopithecus Fontani aus dem Obermiozän von Saint-Gaudens in Frankreich. $^1/_2$ natürlicher Größe. (Nach A. Gaudry.) (Fig. 247 Unterkiefer von links, 248 von oben gesehen.)

Von Neopithecus (= Anthropodus Schlosser, nom. praeocc.) und Griphopithecus liegen nur isolierte Backenzähne vor.

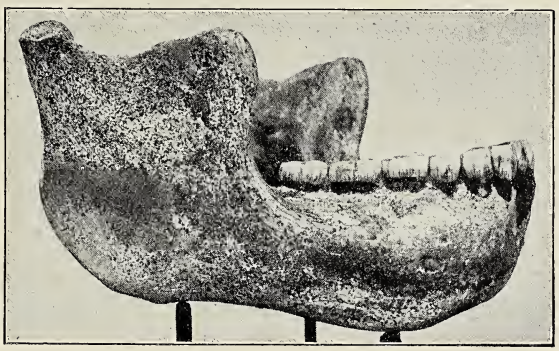


Fig. 249. Unterkiefer des Homo heidelbergensis aus den Flußsanden der ersten Zwischeneiszeit von Mauer bei Heidelberg. (Nach O. Schoetensack.)

Der vielfach als »Missing link« betrachtete Pithecanthropus erectus aus den plistozänen (nicht pliozänen) Kendengschichten von Trinil auf Java ist möglicherweise eine primitive Art

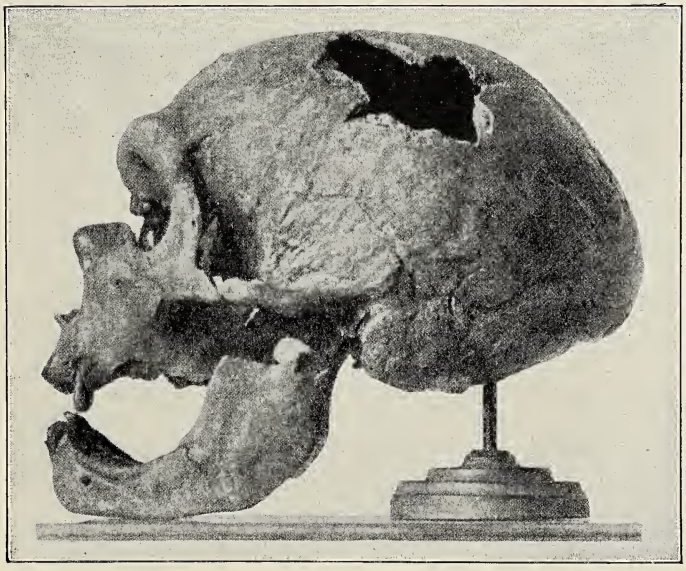


Fig. 250. Schädel des Homo primigenius aus dem Plistozän der Grotte von Chapelle-aux-Saints (Dep. Corrèze, Frankreich). (Nach M. Boule.)

der Gattung Homo und stellt keinesfalls eine Übergangsform zu den Menschenaffen dar. Die Gattung Homo selbst ist in Skelett-

teilen erst aus dem Plistozän bekannt; der älteste menschliche Rest ist der Unterkiefer von Mauer bei Heidelberg (Fig. 249), der als Homo heidelbergensis von dem jüngeren Homo primigenius abzutrennen ist. Die Säugetierfauna der Schichten von Mauer, in denen Homo heidelbergensis entdeckt wurde, enthält noch viele altertümliche Elemente, wie Equus stenonis, E. Mosbachensis, Ursus arvernensis, Ursus Deningeri, Rhinoceros etruscus usw. und repräsentiert jedenfalls eine ältere Stufe der Eiszeit. Nach W. Soergel (1912) gehört die Fauna von Mauer der ersten Interglazialzeit an.

Vom typischen »Eiszeitmenschen Europas«, dem sehr primitiven Homo primigenius (Fig. 250), sind bereits zahlreiche Skelettreste bekannt; mehrere Schädelfunde aus den letzten Jahren, namentlich in Frankreich, haben uns in den Stand gesetzt, die Eigentümlichkeiten dieser erloschenen Menschenart genauer kennen zu lernen.

Über die Entstehung der Gattung Homo und der Hominiden überhaupt dürfen wir nur in Tertiärbildungen Afrikas und Asiens, kaum in Europa Aufschlüsse erwarten. In Südamerika ist der Mensch ebensowenig entstanden wie in Australien. Vielleicht geben uns weitere Funde im Alttertiär Nordafrikas eine Antwort auf die Frage nach dem Zeitpunkt der Abzweigung der Hominiden.

Aufstieg, Blüte und Niedergang der Säugetierstämme.

Lassen wir das gewaltige Heer der fossilen Säugetiere an unseren Augen vorüberziehen, so tritt vor allem die Tatsache mit voller Deutlichkeit hervor, daß die einzelnen Äste und Zweige, in welche sich der Stamm der Säugetiere seit dem Beginne der Tertiärzeit zerspalten hat, eine außerordentlich ungleiche Geschichte besitzen. Viele Stammreihen sind schon sehr kurze Zeit nach ihrer Abzweigung von ihrer Stammgruppe zu hoher Blüte gelangt, haben sich rasch zu bedeutender Spezialisationshöhe emporgeschwungen und sind wieder frühzeitig erloschen, ohne Nachkommen zu hinterlassen. Manche Gruppen, ja ganze Familien haben sich zu gewissen Zeiten der Erdgeschichte über einen großen Teil der Erde ausgebreitet und sind eine Zeitlang in hoher Blüte gestanden, aber im weiteren Verlaufe der Erdgeschichte immer formenärmer und individuenärmer geworden, bis sie gänzlich vom Schauplatze verschwunden sind. Andere Gruppen haben sich dagegen sehr langsam entfaltet, sind erst spät zur Blüte gelangt und haben sich bis in die Gegenwart gerettet. Die Geschichte des Säugetierstammes lehrt uns also, daß selbst die blühendsten, artenreichsten und über einen großen Teil der Erdoberfläche verbreiteten Säugetiergruppen und zwar selbst große Gruppen, die nicht nur eine Reihe von Gattungen, sondern auch eine ganze Anzahl von größeren Verbänden wie »Familien« und »Unterordnungen« umfassen, dem Untergange verfallen sind; daher muß der Gedanke auftauchen, daß auch für die heute blühenden Stämme einmal die Stunde des Unterganges schlagen wird.

Treten wir einmal der Frage näher, welche Faktoren die so wechselvolle Geschichte der verschiedenen Säugetierstämme bedingt oder doch in entscheidendem Maße beeinflußt haben.

Wenn wir die äußeren Lebensverhältnisse feststellen, unter denen die verschiedenen Säugetiere heute leben, so sehen wir, daß

die meisten an ganz bestimmte Lebensgebiete oder »Milieus« gebunden sind.

Derartige bestimmte Milieus sind z. B. die Waldsümpfe einerseits und die trockenen Grassteppen andererseits.

Die Säugetierwelt der Waldsümpfe oder Sumpfwälder ist von ganz anderer Beschaffenheit als die der Grassteppen. Die Elemente jeder dieser beiden Faunen sind ganz verschieden und die Lebensbedingungen für die Angehörigen der beiden Lebensgebiete so ungleichartig, daß die Sumpfwaldfauna und die Grassteppenfauna, als ganzes betrachtet, ein durchaus verschiedenes Bild geben.

Nehmen wir an, daß in der Gegenwart aus irgendwelchen Gründen eine Grassteppe in einen Sumpfwald und ein Sumpfwald in eine Grassteppe verwandelt würde. Derartige durchgreifende Veränderungen des Wohngebietes und der gesamten damit verbundenen Lebensbedingungen können an der Tierwelt nicht spurlos vorübergehen. Drei Fälle können eintreten: entweder passen sich die Tiere an die neuen, geänderten Lebensbedingungen an, oder sie wandern in Gebiete aus, wo sie die alten Lebensbedingungen wiederfinden, oder sie gehen, wenn ihnen die beiden ersten Auswege verschlossen sind, zugrunde und sterben in dem Gebiete aus, wo die für ihr Fortkommen notwendigen Lebensbedingungen verschwunden sind.

Derartige Vorgänge haben sich im Laufe der Erdgeschichte zu wiederholten Malen und in den verschiedensten Teilen der Erdoberfläche abgespielt.

Aus der Verschiedenartigkeit des Milieus erklärt sich die oft sehr große Divergenz zweier gleichzeitiger fossiler Faunen. Vergleichen wir die Faunen, welche der Oreodonzone des nordamerikanischen Oligozäns angehören, so sind wir über die Gegensätze überrascht, die sich uns an verschiedenen Fundplätzen darbieten. Der »Brule Clay« (vgl. die Tabelle bei S. 22) enthält fast ausschließlich Säugetierarten, welche für eine Grassteppe bezeichnend sind, während die »Metamynodon-Sandsteine« die Reste der Wald- und Sumpffauna der gleichen Zeit umschließen. Die »John Day-Formation« Nordamerikas enthält dagegen fast ausschließlich Savannentiere.

Wenden wir uns nach Europa, so begegnen wir im Aquitanien überwiegend Typen von Sumpfwaldfaunen, die in den Braunkohlen und den sie begleitenden Süßwasserablagerungen be-

graben liegen. Dies ist die Fauna, in welcher das mächtige Sumpfwaldschwein, Anthracotherium magnum, geradezu als »Leitfossil« anzusehen ist und in dessen Begleitung eine Reihe weiterer Säugetiere auftreten, die unter gleichen Bedingungen lebten. Aus dieser Zeit kennen wir keine ausgesprochene Steppenfauna auf dem Boden Europas, und daher erscheint der Gegensatz zu der gleichalterigen Savannenfauna der Bad Lands in Süddakota so außerordentlich groß.

Diese aquitanische Sumpfwaldfauna hat auch in Vorderindien zu derselben Zeit wie in Europa gelebt und ist in die Miozänzeit hinübergegangen. Auch in Europa haben in vielen Gegenden im Untermiozän und Mittelmiozän dieselben Lebensbedingungen angedauert, aber die Anthracotheriiden gehören im Miozän bereits zu den selteneren Tieren (z. B. Brachyodus), und das große Anthracotherium ist gänzlich erloschen. Eine Änderung der klimatischen Verhältnisse scheint an seinem Untergange nicht schuldtragend zu sein, da es auch in jenen Gebieten, wo sich seit dem Miozän Klima und Vegetation kaum durchgreifend verändert haben dürften, wie in Vorder- und Hinterindien und auf den Inseln des malayischen Archipels verschwunden ist.

Wenn wir uns eine Vorstellung von dem allgemeinen Landschaftscharakter der miozänen Sumpfwälder und dem allgemeinen Charakter seiner Großtierwelt machen wollen, so werden wir in den Inseln des indomalayischen Archipels wohl am ehesten eine Landschaft finden, die den Verhältnissen in Mitteleuropa während der Miozänzeit entspricht.

An der Wende der Miozän- und Pliozänzeit treten in Europa sehr bedeutende Veränderungen ein, die zu einer Änderung des vorherrschenden Vegetationscharakters im Flachlande geführt haben. In den Ablagerungen aus dieser Zeit liegen die Reste einer Säugetierfauna begraben, welche zweifellos keine Sumpfwaldfauna war, sondern aus Elementen einer Grassteppenfauna zusammengesetzt ist und in ihrer Gesamtheit das Bild widerspiegelt, das uns die lebende Tierwelt der afrikanischen Massaisteppe bietet.

Wahrscheinlich ist diese Fauna, die nach dem klassischen Fundorte von Pikermi in Attika die Pikermifauna genannt wird, aus Asien eingewandert. Sie hat sich über Südrußland, Mitteleuropa und Südeuropa rasch ausgebreitet; die Elemente der alten Sumpfwaldfaunen verschwinden, und so sehen wir, wie eine an ein bestimmtes Milieu gebundene Tierwelt an die Stelle einer

früheren, an ein anderes, bestimmtes Milieu gebundenen Fauna getreten ist.

Solche Fälle haben sich zu allen Zeiten der Erdgeschichte wiederholt. Freilich sind einzelne Gebiete einem stärkeren Wechsel der Milieus und damit der an sie gebundenen Faunen ausgesetzt gewesen als andere. Im indomalayischen Archipel haben sich die allgemeinen Landschaftsverhältnisse vielleicht seit der Oberoligozänzeit nicht durchgreifend verändert, und in Zentralafrika nicht mehr seit der Unterpliozänzeit. Es ist wahrscheinlich, daß die zentralen Teile Asiens seit noch viel längerer Zeit stets die Heimat von Steppenfaunen gewesen sind, von wo aus die Auswandererströme in andere Gebiete vordrangen, sobald sie dort die gleichen Lebensbedingungen vorfanden; aber es scheint, daß sich die klimatischen Verhältnisse von Zentralasien im oberen Pliozän insoweit verändert haben, daß das Steppenklima rauher wurde, so daß die älteren Faunenelemente vom Charakter der Pikermifauna und der lebenden afrikanischen Steppenfauna in Zentralasien zugrunde gegangen sind. Noch einmal hat dann Zentralasien in der Eiszeit Steppenfaunen nach Westen und nach Osten gesendet, deren letzte Reste noch in unserer mittel- und nordeuropäischen Fauna fortleben.

Für das Aussterben der Säugetiere in bestimmten Gebieten und zu bestimmten Zeiten der Erdgeschichte bietet also der durchgreifende Wechsel der äußeren Lebensbedingungen eine teilweise Erklärung. Wo aber diese Lebensverhältnisse sich nicht geändert haben oder ändern, soweit sie mit klimatischen Verschiebungen und damit mit Veränderungen der Temperatur, Vegetation usw. zusammenhängen, dort sollten ja die verschiedenen Stämme sich ungestört weiter entwickeln können. Die Geschichte der Säugetiere lehrt jedoch, daß auch dann, wenn das Milieu in den Grundzügen unverändert geblieben zu sein scheint, einzelne Arten, Gattungen, Familien und selbst größere Gruppen erloschen sind.

Der Untergang oder das Aussterben ist eben durch sehr verschiedene Faktoren bedingt. In den letzten Jahren ist dieser Frage größere Aufmerksamkeit zugewendet worden, und man hat dabei eine Reihe von Ursachen für das Aussterben von Säugetieren in der Gegenwart ermittelt, die einen zwingenden Rückschluß auf analoge Vorgänge in früheren Zeiten der Erdgeschichte gestatten.

Eine wichtige Rolle spielt der Konkurrenzkampf zwischen verwandten Arten und der Kampf gegen Raubtiere. All-

gemein bekannt ist der furchtbare und erbarmungslose Konkurrenzkampf, den die Wanderratte (Mus decumanus) gegen die europäische Hausratte (Mus rattus) führte und noch führt. Der Zeitpunkt des Einbruches der Wanderratten in Europa ist genau bekannt; im Jahre 1727 ist sie in großen Scharen aus dem Kaspigebiet nach Durchschwimmen der Wolga bei Astrachan in Europa eingedrungen, wurde 1732 von Indien aus nach England und 1755 nach Nordamerika verschleppt; mit großer Schnelligkeit drang sie überall vor, oft in großen Heerzügen einfallend und überall die einheimische Art verdrängend und vernichtend, so daß die Hausratte dem sicheren Aussterben entgegengeht, wo sie mit der Wanderratte in Konkurrenzkampf gerät.

Zweifellos haben sich auch in früheren Zeiten der Erdgeschichte derartige Kämpfe zwischen Konkurrenten abgespielt, aber es wird kaum jemals möglich sein, solche Fälle mit Sicherheit feststellen zu können.

Daß viele Säugetiere und zwar nicht nur Pflanzenfresser, sondern auch Raubtiere im Kampfe gegen stärkere Feinde den Kürzeren ziehen und daß sie in einzelnen Gebieten vernichtet werden können, lehrt der unglückliche Ausgang der Einführung des Mungos (Herpestes mungo) durch den Menschen auf die Insel Jamaika, wohin im Jahre 1872 vier Männchen und fünf Weibchen importiert wurden, um gegen die Rattenplage anzukämpfen. Die Mungos vermehrten sich auf Jamaika mit außerordentlicher Raschheit und besiedelten die ganze Insel von den Niederungen bis zu den höchsten Bergen. Sehr bald nahm die Zahl der Ratten ab, aber in dem Maße, als dies geschah, sahen sich die Mungos um andere Beutetiere um; es fielen ihnen zahlreiche Ferkel, Zicklein, Lämmer, junge Katzen und Hunde zum Opfer. Aber sie verfolgten auch Schlangen, Eidechsen, Frösche, raubten Vogelnester und die Gelege der Schildkröten aus und verschonten auch die Landkrabben nicht. Auf diese Weise wurden zahlreiche einheimische Tiere Jamaikas selten, und die kurzschwänzige Ferkelratte Jamaikas (Capromys brachyurus) ist nach dem Berichte von T. S. Palmer (Yearbook U. S. Dept. of Agriculture for 1898 p. 93) nahezu ausgerottet und lebt nur noch im Gebirge. Die eingeführte Wachtel ist heute beinahe ausgerottet, ebenso der einheimische Sturmvogel Jamaikas (Aestrelata caribboea), der in den Bergen nistete; die beiden Taubenarten Columbigallina passerina und Geotrygon montana sind gleichfalls beinahe ganz ausgerottet; fünf Arten harmloser Schlangen und etwa zwanzig

Eidechsenarten sind heute bereits außerordentlich selten. Endlich haben, wie T. S. Palmer weiter berichtet, die Schildkröte und zwar nicht nur die terrestrischen, sondern auch die marinen Arten außerordentlich an Zahl abgenommen, da die Mungos die im losen Küstensand abgelegten Eier verzehren. Aber in dem Maße, als dieses Vernichtungswerk fortschritt, vermehrte sich die Zahl der Insekten derart, daß man geradezu von einer Insektenpest sprechen kann, unter der jetzt Jamaika zu leiden hat.

Dieser Fall zeigt in sehr klarer Weise die Konsequenzen des plötzlichen Eindringens räuberischer Tiere in eine, wenn man diesen Ausdruck gebrauchen darf, ausbalancierte Fauna und die unmittelbaren Folgen des Vernichtungskampfes, solange die Eindringlinge in der Überzahl sind und ausreichendes Futter finden. Ist aber einmal die alte Fauna derart dezimiert worden, daß die Eindringlinge nicht mehr genügend Futter finden, so wird auch ihre Zahl zurückgehen. Denken wir uns nun, daß große Zeiträume nach einem solchen Ereignis vergangen wären und projizieren wir den hier besprochenen Fall in frühere Zeiten der Erdgeschichte, so wird es wohl fast ausnahmslos unmöglich sein, die Ursache des Aussterbens einer endemischen Fauna bei einem analogen Falle in der geologischen Vorzeit mit Sicherheit zu ermitteln. Wir werden zwar kaum fehlgehen, wenn wir das Aussterben der südamerikanischen, einheimischen Huftiere und der großen Xenarthra mit dem Einbruche der Raubtiere von Nordamerika her, der im Pliozän erfolgte, in ursächlichen Zusammenhang bringen; wir werden auch richtig schließen, wenn wir das Aussterben des Beutelwolfs (Thylacynus) und des Beutelteufels (Sarcophilus) in Australien mit dem Eindringen des Dingos in Verbindung bringen, so daß beide Raubbeutler heute nur mehr in Tasmanien leben; aber solche Fälle, die sich zweifellos ungezählte Male im Laufe der Erdgeschichte ereignet haben, entziehen sich meist einer sicheren Feststellung.

Gewiß haben auch in früheren Zeiten der Erdgeschichte epidemische Infektionskrankheiten nicht nur einzelne Herden, sondern ganze Faunen vernichtet. Wenn wir die Berichte überblicken, welche über die Folgen von Epidemien bei den Säugetieren vorliegen, so können wir wohl annehmen, daß auch in früheren Zeiten analoge Verhältnisse die Tierwelt dezimiert, ja vielleicht sogar ganze Faunen vernichtet haben. Die vernichtenden Folgen der Rinderpest, welcher ungeheure Herden des afrika-

nischen Büffels (Bubalus caffer) in den Jahren 1890 bis 1893 erlagen, sind wiederholt beschrieben worden. Weniger bekannt sind die furchtbaren Gefahren der »Surra«-Krankheit für die verschiedensten Säugetiere, die im wesentlichen durch längere Regenperioden begünstigt wird, wie D. E. Salmon und C. W. Stiles (U. S. Dept. of Agriculture, 1902, Bureau of Animal Industry, Bull. 42) gezeigt haben. Hauptsächlich erliegen dieser Krankheit die Pferde und Maultiere, aber sie befällt auch Kamele, Elefanten, seltener Ziegen, Schafe und andere Säugetiere. Die »Surra« ist in Ostindien, Burma, Persien, Tonking und Korea verbreitet.

Eine weitere verheerende Krankheit ist die »Nagana« oder Tsetsefliegenkrankheit in Afrika, welche unter den afrikanischen einheimischen und eingeführten Säugetieren wiederholt furchtbar aufgeräumt hat. Die »Nagana« wird durch die Trypanosoma Brucei hervorgerufen, welche durch die Tsetsefliege (Glossina morsitans) übertragen wird. Tausende von Quadratmeilen werden durch diesen Trypanosomen und diese Fliege für viele Säugetiere unbewohnbar gemacht, und weder ein Pferd noch ein Hund kann länger als einen Tag im »Fliegenland« aushalten (H. F. Osborn, The Causes of Extinction of Mammalia, Amer. Naturalist, 1906, p. 833).

In Nordamerika, und zwar im Miozän von Colorado, wurde schon vor längerer Zeit eine fossile Fliege gefunden, die aber erst anläßlich neuerer Funde von T. D. A. Cockerell 1907 erkannt wurde. Es handelt sich bei dieser Fliege um den ersten außerhalb Afrikas bekannt gewordenen Vertreter der Tsetsefliege (Glossina oligocena). Dieser Fund ist von außerordentlichem Interesse, da er die Vermutung nahelegt, daß die Tsetsefliege bei der Vernichtung mancher tertiärer Säugetierfaunen Nordamerikas zum mindesten mitbeteiligt war.

In Südamerika ist eine andere Protozoe (Trypanosoma equinum) der Erreger der »Mal de Caderas«, welche Pferde, Esel, Schweine und andere Säugetiere befällt. Auch diese Krankheit tritt nur in Regenzeiten auf, wie die indische Surra, und verschwindet fast gänzlich in trockenen Zeiten, wie Voges berichtet (Zeitschrift für Hygiene und Infektionskrankheiten, XXXIX, p. 323).

In anderen Gebieten befällt Trypanosoma equiperdum, der Erreger der »maladie de coit«, Pferde und Esel, und zwar ist Frankreich, Spanien und Algier das Verbreitungsgebiet dieser Krankheit.

Diese Beispiele ließen sich noch erheblich vermehren; man kennt heute fast 90 verschiedene epidemische Krankheiten, welche Säugetiere und Vögel befallen.

Aber schon aus den besprochenen Beispielen geht hervor, daß in den verschiedensten Gebieten der Erde die Säugetiere verheerenden epidemischen Krankheiten, und zwar namentlich Trypanosomenkrankheiten ausgesetzt sind. Der Schluß ist gewiß nicht unberechtigt, daß auch in früheren Zeiten der Erdgeschichte derartige Krankheiten die Säugetierfaunen dezimiert und vielleicht in einigen Gebieten geradezu die Ausrottung ganzer Arten herbeigeführt oder doch zum mindesten beschleunigt haben. Besonders dann werden die Epidemien einen vernichtenden Einfluß ausgeübt haben, wenn sie in Verbindung mit anderen schädlichen Faktoren auftraten.

Außer den Einflüssen einer Verschlechterung des Klimas, sei es zunehmende Dürre für feuchtigkeitsliebende Tiere, sei es zunehmende Nässe bei trockenheitsliebenden Tieren, zunehmende Hitze oder Kälte usf., welche die Vegetation und somit die Nahrung der Pflanzenfresser entscheidend beeinflussen, stehen, wie wir gesehen haben, Kämpfe und Infektionskrankheiten als Vernichter der Säugetiere obenan. Aber es gibt neben diesen äußeren Faktoren auch noch innere Ursachen eines Niederganges, dessen Gesamterscheinungen man als Degeneration bezeichnet.

Ebenso wie unter den Menschen nicht nur einzelne Individuen, sondern ganze Familien und sogar Familienverbände physisch degeneriert erscheinen, ist dies auch unter den übrigen Säugetieren der Fall. Der Degenerationsprozeß beruht auf sehr verschiedenen Ursachen, deren eingehende Besprechung hier zu weit führen würde. Langandauernde und fortgesetzte Inzucht führt beim Menschen unabwendbar zur Degeneration, und es scheint, daß dies auch unter den übrigen Säugetieren ein Faktor von entscheidender Bedeutung ist. Ein Beispiel für eine solche Degeneration als Folge enger Inzucht ist der klar zu verfolgende Niedergang der kleinen, in Europa noch lebenden Wisentherde von Bialowitz in Rußland, die wahrscheinlich bald zugrundegehen wird. Die schädlichen Folgen der Inzucht können aber bei freilebenden Tieren erst dann ihren Einfluß ausüben, wenn eine Herde durch Isolierung auf kleinen Inseln, Isolierung auf einzelne Gebirgsteile oder überhaupt durch das Abschneiden ihres Lebensbezirkes von jenen ihrer Stammesgenossen eingeengt worden ist. Nicht immer kommt es in solchen Fällen zu einer Degeneration,

aber sie wird wohl in der Mehrzahl der Fälle, namentlich bei höher entwickelten und einseitig spezialisierten Arten auftreten.

Endlich sind als Ursachen des Aussterbens noch Katastrophen verschiedener Art, wie vulkanische Ausbrüche, Sturmfluten, Überschwemmungen, große Brände, Schneestürme usf. anzuführen. Da aber solche Katastrophen räumlich beschränkt sind, so werden durch sie doch immer nur jene Arten aus der Reihe der Lebenden gestrichen werden, deren Verbreitung mit dem Bereiche der Katastrophen zusammenfällt. Weltweite Arten, wie Ratten, Mäuse, Kaninchen, werden durch lokale Katastrophen zwar dezimiert, aber niemals vernichtet werden können. Und so sehen wir, daß der eigentliche Grund des Aussterbens in der Verringerung der Individuenzahl und der Einengung des Verbreitungsgebietes zu suchen ist. Solange sich Arten so rasch und massenhaft vermehren, wie dies im Stamme der Nagetiere Regel ist, und solange diese Arten die Möglichkeit und die Fähigkeit haben, immer wieder neue Gebiete zu erobern, wie es die Geschichte der Ratten, Mäuse und Kaninchen zeigt, so lange ist die Gefahr ihres Aussterbens noch in weite Ferne gerückt. —

Das Aussterben der Säugetiere ist, wie wir gesehen haben, von so vielen verschiedenartigen Faktoren abhängig, daß wir nur in den seltensten Fällen in der Lage sind, die Ursachen des Erlöschens einer Art zu ermitteln. In der Gegenwart hat der Mensch sehr viele Tiere teils gänzlich ausgerottet, teils dem Aussterben nahe gebracht, und die schon jetzt erschreckend große Liste wird zweifellos noch sehr bedeutend vermehrt werden. Trotzdem darf aber nicht das Aussterben aller Arten, die mit Beginn der Quartärformation erloschen sind, auf das Schuldkonto des Menschen gesetzt werden; wie W. Soergel vor kurzem überzeugend dargelegt hat, war der primitive Mensch mit seinen armseligen Waffen nicht imstande, in der gleichen Weise unter den Säugetieren aufzuräumen, wie es seit der Erfindung der Feuerwaffen möglich geworden ist. Wenn auch der Mensch als Pelzjäger jährlich viele Tausende von Tieren schlachtet, so ist es ihm doch vor Erfindung des Feuergewehres kaum möglich gewesen, das Mammut auszurotten. Dieser Eiszeitelefant, der zuletzt noch in Nordasien in großen Herden gelebt hat, muß ohne Zutun des Menschen erloschen sein, ebenso wie das wollhaarige Nashorn, der Höhlenbär, der Höhlenlöwe und viele andere Säugetiere der Eiszeit.

Wir haben früher gesehen, daß bei durchgreifenden Änderungen der äußeren Lebensbedingungen drei Alternativfälle eintreten: Anpassen — Auswandern — Aussterben.

Ist die Möglichkeit vorhanden, daß die Tiere in Gebiete auswandern, wo sie die alten Lebensbedingungen wiederfinden, so wird sie wohl in den meisten Fällen benützt werden und benützt worden sein.

Ist also das Auswandern einerseits häufig die Folge einschneidender Änderungen in den Lebensverhältnissen der Heimat, so ist als zweiter Antrieb des Wanderns eine Ausbreitung der Lebensbedingungen der Heimat über ein größeres Gebiet in Verbindung mit einer Übervölkerung in der Heimat anzusehen.

So zeigt die Überflutung Europas durch die Steppenfauna asiatischer Herkunft in der unteren Pliozänzeit (Hipparionenfauna) an, daß die klimatischen Verhältnisse Innerasiens zu jener Zeit auch auf das mittlere und südliche Europa und Kleinasien übergegangen sind und daß mit der Umwandlung der Ebenen zu Grassteppen auch die Steppenfauna von Osten her ihren Einzug hielt, während die einheimische Miozänfauna der feuchten Sumpfwälder langsam aus Mitteleuropa verschwand.

Die Geschichte der einzelnen Säugetierstämme zeigt uns, soweit wir heute einen genaueren Einblick gewinnen können, ein wiederholtes Hin- und Herschieben einzelner Stämme. So sehen wir, daß im Stamme der Pferde, dessen Ursprungsland Nordamerika ist, wiederholt Auswanderungen über Asien nach Europa erfolgt sind. Zum erstenmal geschah dies im unteren Eozän, wo sich in Europa ein reiches Leben der Palaeohippidenstämme entwickelte, wie die Tabelle (S. 248) zeigt. Nach kurzer Blütezeit, die während des Mitteleozäns und Obereozäns anhält, gehen jedoch die Stämme sichtlich zurück; einige erlöschen schon im Ludien (Propalaeotherium und Pachynolophus), weitere im Sannoisien (Anchilophus und Lophiotherium) und die letzten vor Beginn des Stampien (Palaeotherium und Plagiolophus), so daß keiner der europäischen Palaeohippidenstämme die untere Oligozänzeit überlebt.

Erst im Untermiozän erscheint auf dem Wege über Asien wieder ein Pferd in Europa, Anchitherium. Es stirbt in Europa schon im Obermiozän aus, ohne Nachkommen zu hinterlassen, hat sich aber in Ostasien noch bis in die Pliozänzeit erhalten.

Im Unterpliozän flutet eine neue Welle des Equidenstammes über Asien nnd Europa, die Hipparionen, aus denen sich die

eurasiatische Gattung Equus im oberen Pliozän entwickelt und von Ostasien nach Nordamerika zurückwandert, um dort noch im Quartär zu erlöschen, wie die aus nordamerikanischen Vorfahren hervorgegangene Gattung Neohippus.

Greifen wir ein anderes Beispiel heraus, das die Wanderungen zwischen Europa und Nordamerika während der Tertiärzeit beleuchtet.

W. D. Matthew kam bei seinen Untersuchungen über die Geschichte der Raubtiere zu dem Schlusse, daß wahrscheinlich Asien das Entwicklungszentrum der Hyaenodontiden war, von wo aus sie Nordamerika im Untereozän erreichten. In Afrika tauchen sie im unteren Oligozän auf, während wir ihre Reste schon im Mitteleozän Europas finden (Propterodon). Im Obereozän nehmen die Hyaenodontiden in Europa an Häufigkeit zu, leben in Nordamerika noch im unteren Oligozän und verschwinden dann für immer. Verfolgen wir die Geschichte anderer Familien in gleicher Weise, so formt sich langsam ein Bild von dem Verlaufe der Wanderungen und ihrer Unterbrechungen in früheren Zeiten der Erdgeschichte, die uns dazu geführt hat, eine Geschichte der Faunen in großen Umrissen zu entwerfen, wie sie die Tabelle (S. 22) darlegt, in welcher namentlich die Untersuchungen von H. F. Osborn W. D. Matthew über die Geschichte der nordamerikanischen Säugetierfaunen berücksichtigt sind.

Die Geschichte der Säugetiere lehrt uns aber nicht nur, daß zahlreiche Stämme nach kürzerer oder längerer Blütezeit erloschen sind, ohne Nachkommen zu hinterlassen; sie lehrt nicht nur, daß zu wiederholten Malen weitausgreifende Wanderungen von Kontinent zu Kontinent stattgefunden haben, wenn die Möglichkeit dafür vorhanden war; sie lehrt vor allem, daß innerhalb der meisten, wenn auch nicht aller Stämme ein beständiger Fortschritt zu verzeichnen ist, der in einzelnen Gruppen sehr langsam und fast unmerklich, in anderen aber mit fast rapider Schnelligkeit vor sich ging. Diese Spezialisation der einzelnen Stämme ist sowohl in Gebieten eingetreten, wo sich die Lebensbedingungen für die betreffenden Bewohner seit den Zeiten der ersten Besiedlung nicht verändert haben, als auch dort, wo Veränderungen der äußeren Lebensbedingungen eingetreten sind.

Ein Beispiel dafür, daß sich unter gleichbleibenden äußeren Lebensverhältnissen Änderungen der Organisation als Reaktion auf die von der Außenwelt ausgeübten Reize einstellen, ist die Geschichte der Wale, Seekühe und Robben. Ein Vergleich der Geschichte dieser drei Stämme lehrt aber auch, daß derartige Reaktionen oder Anpassungen an die Lebensweise sich entweder überaus langsam und fast unmerklich steigern und dann fast gänzlich stille stehen wie bei den Robben, die sich seit dem Miozän nicht wesentlich verändert zu haben scheinen — oder daß die Anpassungen einen zwar steten, aber langsamen Schritt eingeschlagen haben, wie bei den Seekühen, die sich seit dem Mitteleozän nicht durchgreifend verändert haben, aber doch einen steten Fortschritt ihrer Anpassungen an das Meeresleben aufweisen — oder daß endlich, wie bei den Walen, die Anpassungen zu bestimmten Epochen der Stammesentwicklung ein geradezu rapides Tempo einschlagen, so daß sich z. B. die Entstehung der Bartenwale aus Urwalen oder der Pottwale aus den Haizahnwalen oder der Schnabelwale aus derselben Stammgruppe der Squalodontiden in einem (in geologischem Sinne) sehr kurzen Zeitraum abspielt. Nur diesem ungleichen Tempo der Entwicklung der verschiedenen Stämme verdanken wir es, daß wir noch in der Gegenwart neben außerordentlich hoch spezialisierten Typen primitive Formen erhalten finden, die sich vom Bilde des Stammvaters der einzelnen Stämme noch nicht weit entfernt haben.

Aber ein Vergleich der Geschichte der verschiedenen Säugetierstämme lehrt uns nicht nur, daß ihre Spezialisation in verschiedenem Tempo erfolgte, bei einem Stamme langsam, bei anderen dagegen rascher; geschichtliche Vergleiche belehren uns, daß auch innerhalb der einzelnen Stämme das Tempo der Umformungen und der Spezialisationen einmal rascher und einmal langsamer war und daß innerhalb einzelner Stämme Perioden ruhiger, steter Entwicklung mit Perioden rapider Spezialisierung und reicher Formenentfaltung abgewechselt haben. So sehen wir, daß sich die erste Periode der Spezialisierung des Pottwalstammes als eine Epoche rapiden Aufschwunges darstellt, ebenso wie die Anfänge des Ziphiidenstammes, und daß seit diesem rapiden Aufschwunge, der in die zweite Hälfte der Miozänzeit fällt, eigentlich keine durchgreifende Organisationsänderung in beiden Stämmen eingetreten ist. Wir dürfen uns nicht von dem Einwande beirren lassen, daß wir über die absolute Länge der geologischen Zeit-

räume nichts Genaueres wissen. Für uns ist es wichtig, festzustellen, daß in dieselbe Zeit der sehr ruhigen Weiterentwicklung der Physeteriden und Ziphiiden der rapide Aufschwung der jüngeren Paarhuferstämme, der Gazellen, Antilopen, Büffel, Rinder usw. fällt. Es kann keinem ernsten Zweifel unterliegen, daß innerhalb einzelner Stämme Perioden ruhiger und langsamer Spezialisation mit Zeiten eines stürmischen Aufschwunges abgewechselt haben, daß aber in anderen Stämmen, wie z. B. in dem Stamme der Pferde, von der Zeit ihrer Abzweigung von den Protungulaten, die Anpassungssteigerungen in stetem, ruhigem Tempo ohne stürmischere Unterbrechungen bis zum heutigen Tage aufeinander folgten.

Man hat in jenen Fällen, wo sich in zwei aufeinanderfolgenden Zeitabschnitten zwei Gattungen eines Stammes unvermittelt gegenüberstehen, die mitunter großen Gegensätze und das Fehlen von Übergangsgliedern der »Lückenhaftigkeit der geologischen Überlieferung« zugeschrieben. In der Mehrzahl dieser Fälle handelt es sich da um Perioden eines raschen Aufschwunges in Begleitung von fast explosiver Neubildung von Formen. Der vor kurzem ermittelte Ursprung der Bartenwale von den Urwalen lehrt, daß sich solche Veränderungen mitunter sehr rasch vollziehen können und daß nicht alle Säugetierstämme ein so langsames Entwicklungstempo wie die Seekühe oder Pferde aufweisen. In diesem zuweilen so rasch verlaufenen Entwicklungstempo mancher Stämme ist die Ursache zu sehen, weshalb wir heute viele stammesgeschichtliche Verbände noch nicht klar zu erkennen vermögen; der rasche Aufschwung der Forschungen über die Geschichte der Wirbeltiere wird uns aber voraussichtlich über viele Fragen schon in naher Zeit Klarheit bringen, wenn auch einzelne Probleme, wie die Geschichte und die Verzweigung der mesozoischen Säugetiere, vielleicht noch längere Zeit ungelöst bleiben müssen.

Sachregister.

Abderites 41.
— crassiramis 41.
Aceratherium 241.
— lemanense 240.
—, Zehenzahl 241.
Achyrodon 44, 49.
Acreodi 59, 60, 63, 64.
—, paraxonisch 150.
Acoelodidae 122, 224, 227.
Acoelodus 227.
Acrodelphidae 95, 96, 97.
Acrodelphinae 96.
Acrodelphis 96.
Adapidae 255.
Adapis 255, 257, 259.
— parisiensis 257.
Adapisorex 51.
Adapisoricidae 51, 54.
Adapisoriculus 51.
Adiantidae 122, 234.
Adiantus 234.
Adinotherium 228.
Aegodontia 121, 183.
Aeluroidea 63, 64, 67, 68, 69.
Aestrelata caribboea 273.
Afterzehen der Hirsche 153.
Affen 254, 260.
—, Einwanderung in Südamerika 23.
Affenhand, verglichen mit der Menschenhand 133.
Agorophiidae 92.
Agorophius, Bindeglied zwischen Urwalen und Zahnwalen 32.
— pygmaeus 86, 88.
Agriocetus austriacus 89, 90.
—, Stellung im System 32.
Agriochoerinae 121, 165, 166, 167.
Agriochoerus 165, 167.
— maior 167.
Albertogaudryidae 122, 232.
Alces latifrons 177.
— palmatus 177, 180.
— —, teleometacarpal 153.
Allacodon 37.
Allodon 37.
Allosaurus 1, 45.
Allotheria 35, 44.
Amblotheriidae 49.
Amblotherium 44, 49.
Amblypoda 121, 187, 188, 189.
—, Nachkommen der Pantolambdiden 142.
—, sekundär plantigrad 140.
Amblypodon 143.
Amblypoden, Eckzähne 124.
—, Größenverhältnis von Hand und Fuß 139, 140.
—, Radius kräftiger als Ulna 141.
Ameisenbären 100, 103, 108, 109.
Ameisenbär, Gliedmaßenbau 103.
Amphicyon 80.
Amphitherium 44.
Amphilestes 44, 45.
Amphimeryx 168.
Amphiproviverra 45, 46.
Amphitheriidae 49.
Amphitherium 41, 49.
Amphitragulus 175.
Amphitylus 49.
Amynodontinae 122, 239, 240.
Anacodon ursidens 69.
Anaptomorphidae 255, 257, 259.
Anaptomorphus 255, 257, 259.
— homunculus 258, 259.

Anchilophus 246, 247, 278.
Anchitherium 244, 245, 246, 247, 278.
— aurelianense, brachyodonte Molaren 124.
—, Molarentypus 129.
Anchitheriinae 30, 244.
Ancodus 161, 162, 164.
— leptorhynchus 164.
Ancylopoda 122, 253, 254.
Anicanodonta 100, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110.
Anomodontier, Aussterben 4.
Anoplonassa 98.
Anoplotherium 162.
Anoplotherien, amphibiotisch 121.
Anoplotherium commune, Schädel 163, 165.
—, Handbau 165.
—, Hand und Fuß 152.
—, Schwimmhäute 152, 163.
Anoplotheriidae 121, 156, 160, 162, 163, 164.
Antecrochet der Nashornmolaren 131, 238, 240, 244.
Anthracotheriidae, Eckzähne 124.
Anthracotherium bugtiense 160, 161.
— dalmatinum 162.
— karense 160.
— magnum 160, 161, 271.
Anthracotheriidae 121, 156, 160, 161, 162, 163.
Anthracotheriiden, Daumenrudiment 152.
Anthropodus 267.
Anthropoidea 254, 255, 260.
Anthropops perfectus 262, 263.
Antilocapra 181.
Antilocapridae 121, 181.
Antilopen 281.
Apterodon macrognathum 65, 66, 67. 82, 83.
Archaeoceten als Stammgruppe 32, 33, 34.
Archaeoceti 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 99.
—, Stellung im System 32, 33.
Archaeohyracidae 224.
Archaeohyrax 225.
Archaeolemur 259, 260, 261.
—, Majori 261.
Archaeolemuridae 255, 259.
Archaeopithecidae 224, 227.
Archaeopithecus 225.
Archaeopteropus transiens 55, 56.
Archaeosiren 216.
Archidiscodon meridionale 203, 204, 205, 206.
Arctocyonidae 63, 68, 69.
Arctoidea 63, 64, 69, 76.
Arctotherium yukonense 77, 78.
Argyrocetinae 96.
Argyrocetus 96.
Argyrodelphis 96.
Arsinoitheriidae 122, 190.
Arsinoitherium 121, 190, 191, 193.
— Zitteli 193.
Artiodactyla 121, 127, 128, 129, 130, 143, 150—187.
—, Blütezeit in der Gegenwart 4.
—, Gliedmaßenbau 151, 152, 153, 154.
—, Kieferbewegung 151.
—, Stellung im System 31.
Artiodactylen, Carpus und Tarsus 153.
—, Herkunft 150.
—, Kanonenbein 134.
Artiodactylenmolaren, differente Spezialisation 127, 128.
Asthenodon 49.
Astragalus, Vertiefung der Gelenkrolle 141.
Astraponotus 232.
Astraponotusfauna 24.
Astrapotheriidae 122, 231, 232.
Astrapotherioidea 223, 230, 231, 122.
Astrapotherium 232.
Athrodon 44.
Auchenia 169.
Auerochs 184, 185.
Aulocetus lentianus 91.
Außenjoch der Huftiermolaren 130.
Axishirsch, plesiometacarpal 153.

Bären 60, 63, 64, 68, 70, 77, 78.
—, Brauner 76, 78.
—, Einwanderung in Südamerika 23.
—, sekundär plantigrad 70.

Bären in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
Balaena 92.
Balaenidae 91, 92.
Balaenoptera, Lage der Nasenöffnung 88.
Balaenopteridae 91, 92.
Bartenwale 81, 82, 88, 89, 90, 91, 92.
—, angeblich Nachkommen der Mosasaurier 3.
—, Stellung im System 32, 33.
Basalband 129.
Barytheriidae 122.
Barytherium grave 194, 195.
Bathyopsis 188, 191.
— fissidens 191.
Beinbett (Bonebed), Entstehung 25.
Beluga 83, 95, 96.
Beluginae 95, 96.
Bettongia 38.
Beutelfüchse 42.
Beutelratten 47.
Beutelratte, Gebiß 126.
Beutelteufel 274.
Beuteltiere, Geschichte 35.
Beutelwolf 45, 46, 274.
Bison bison 185.
— bonasus 185.
— europaeus 185.
—, degeneriert 276.
— latifrons 185.
— priscus 185.
— occidentalis 186. 187.
Blastomeryx advena 174.
— gemmifer 172.
— primus 173.
Blauwal, Körperlänge 1.
Bolodon 37, 44.
Bonebed, Entstehung 25.
Boodontia 121, 184, 185, 186, 187.
Borstenigel, Gebiß 126.
Boselaphus 184.
Bos primigenius 184, 185.
Bothriogenys Fraasi 160, 164.
Boviden 181.
—, lophoselenodonte Molaren 132.
Bovinae 121, 182, 184, 185, 186, 187.
Brachydiastematherium transsylvanicum 249, 252.
Brachyodonte Molaren der Schweine 157.
Brachyodontie 125.
—, schrittweiser Übergang zur Hypsodontie 240.
Brachyodus 161, 162, 163, 164, 271.
— brachyrhynchus 164.
— Pilgrimi 163.
— strategus 163.
Brachyostracon cylindricum 112, 113, 114.
Brachypotherium 242.
Bradylemur 259.
Bradypodidae 100, 103.
—, Deutung des vordersten Zahnpaares 102.
Braunfische 99.
Braunkohlenlager, Säugetierreste 6.
Brechscherenzähne 58, 59.
Brontosaurus 1, 45.
Brontotherium 121.
Brückenechse 4.
Bubalidinae 121, 184.
Bubalus 187.
— caffer 275.
Bucapra 183.
Bunodonte Molaren der Schweine 157.
Bunodonter Molarentypus 129, 130, 132.
Bunohyrax 190.
Bunolitopternidae 121, 142, 149.
Bunoselenodonter Molarentypus 129, 132.
Bunoselenodontia 121, 156, 160, 161, 162, 163, 164.
Büffel 281.
—, an der Rinderpest verendet 275.
Bunolitopternidae 233, 234.

Cadurcotherium 239, 240.
— Nouleti 239.
Caenolestes 40, 41.
Caenolestidae 41.
Caenotheriidae 121, 127, 128, 156.
—, Molarenformen 127, 128.
Caenotherium Filholi 156.
— laticurvatum 127, 128.
Calamodon 100, 101, 102.
— simplex 101.
Camelidae 121, 168, 169, 170, 171.

Cameliden 30.
Camelinae 30.
Camelus 169, 170.
Camelomeryx 174.
Camelopardalidae 180.
Camelopardalis 181.
Canidae 63, 64, 78, 79, 80.
Canis 80.
— vafer 80.
Capreolus, fossil in Pikermi 175.
Capromys brachyurus 273.
Caroloameghinia 47.
Carolozittelia 221.
Catastylops 229.
Cavicornia 121, 182—187.
Cavicornier, Blütezeit 4.
Caviinae 260.
Cebidae 260, 262.
Cebochoerus 157, 158.
— minor 158.
Centetes, Gebiß 126.
Centetidae 54.
Ceratogaulus rhinocerus 120.
Ceratorhinus 242.
Ceratoxodon corniculatum 228.
Cercoleptes caudivolvulus 58.
Cercopithecidae 259, 262, 263, 265.
Cervalces americanus 177, 179.
Cervavus 175.
Cervicaprinae 121, 184.
Cervidae 121, 172—180.
Cervinae 121, 172, 175, 176, 177, 178, 179, 180.
Cervulinae 121, 172, 174, 175.
Cervulus 175.
Cervus 175, 179, 180.
— elaphus, Phylogenie des Geweihs 179, 180.
Cetaceen, Erhaltungszustand ihrer Reste im Miozän von Antwerpen 13.
— aus dem Alttertiär Ägyptens 18.
—, erstes Auftreten 2.
—, Notwendigkeit der Aufstellung einer Stammgruppe 82.
Cetomorphen 213.
Cetotherium 89, 91, 92.
— Rathkei 89, 91.
Cetorhynchus 98.
Cephalogale 80.
Cephalophinae 121, 184.
Cephalophus 184.
Cervus Sedgwickii 122.
Chalicotheriidae 122, 229, 235, 236.
—, Molarentypus 132.
—, stammen von Meniscotheriidae ab 148.
Chalicotherium 254.
Champsodelphis 96.
Chasmotherium 236.
Chiromyidae 255, 260.
Chiromys madagascariensis 260.
Chiroptera 54, 55.
Choeromorus 158.
Choeropotamus 158.
Choneziphius planirostris 97, 98.
Chrysochloridae 50, 54.
Cingulum 129.
Cladosictis 46.
Claenodon 69.
Coelodonta 234.
— antiquitatis 239, 240, 243.
— — aus dem Eisboden Sibiriens 10.
— — — der Erdwachsgrube von Starunia 10.
— Merckii 243.
— — aus dem Eisboden Sibiriens 10.
— sima 243.
Colpodonfauna 24.
Columbogallina passerina 273.
Columbusmammut 198, 204, 207, 208.
Conacodon 145.
— entoconum 145.
Condylarthra 142, 143, 150.
— als Stammgruppe 33.
—, Stellung im System 31, 32.
Conoryctes 101.
Cordylodon 51.
Coryphodon 190.
—, Gliedmaßenbau 139, 140.
— hamatum, Gehirngröße 187, 188.
— teste 189.
—, Molarenform 130, 131.

Coryphodonfauna, Fundorte 21.
— hamatum, Gliedmaßenverhältnisse 140.
Coryphodontidae 121, 145, 146, 187, 188.
Creodonta adaptiva 59.
—, differente Ausbildung des Gebisses 60, 61, 62.
— inadaptiva 59.
Criotherium 184.
Crista der Nashornmolaren 131, 238, 240, 244.
Crochet der Nashornmolaren 131, 238, 240, 244.
Cryptopithecus 255.
Ctenacodon 37.
Cynocephalus 263.
Cynodictinae 79.
Cynodictis 79.
Cynodon 80.
Cynodontomys 52.
Cynopithecidae 259, 262, 263, 265.
Cyrtodelphis 96.

Dachse 70.
Dacrytherium ovinum 127, 128.
Damhirsch, plesiometacarpal 153.
—, verwandt mit dem Riesenhirsch 177.
Damaliscus 184.
Daphaenus 80.
Dasypodidae 100, 114.
Dasyuridae 45.
Dasyuriden, fossil in Patagonien 24.
Degeneration 276.
Deltatherium fundaminis 60.
Delphine 82, 99.
—, angeblich Nachkommen der Ichthyosaurier 3.
—, Blütezeit in der Gegenwart 4.
Delphiniden, Herkunft unaufgeklärt 82, 99.
Delphinoceti 82, 86, 99.
—, der einzige heute noch blühende Zweig der Wale 57.
Delphinodon 99.
Delphinopsis 99.
Delphinus acutidens 95.
Dendrohyrax 189.
Desmostylidae 122, 212.
Desmostylus hesperus 211, 212, 213.
—, hypselodonte Molaren 130.
Diadiaphorus 234.
Diastema (Gebißlücke) 148.
Diceratherium 242.
Diceratheriumfauna, Fundorte 22.
Diceros 234.
— bicornis 242.
Dicotyles, Fußbau 152.
Dichobune 154.
— leporina 127.
Dichobunidae 121, 127, 128, 154.
Dichobuniden, primitive Molarenform 127, 128.
Dichodon 168.
— cuspidatum 127, 128.
Dicotyles, Gliedmaßenbau 157.
Dicroceros 175.
Didelphis, Gebiß 126.
Didolodus 149.
Didymictis 69.
Digitigrade Huftiere 137.
Dilambdodonta 54.
Dimylidae 51, 54.
Dimylus 51.
Dingo 23, 24, 80.
—, Vernichter des Beutelwolfs in Australien 274.
Dinictis squalidens 71, 72.
Dinoceras 189.
Dinocerata 187.
Dinoceratidae 121, 187, 188, 189.
—, aus Pantolambdiden hervorgegangen 146.
Dinocyon 80.
Dinohyus Hollandi 155.
Dinosaurier, angebliche Ahnen der Landsäugetiere 3.
—, Aussterben derselben 2.
Dinotherium 195, 196.
—, am Victoria-Nyanza entdeckt 18.
— bavaricum 195.
—, Gebißformel 123.
— giganteum 196.

Dinotherium gigantissimum 196.
— Hobleyi 195.
— indicum 195.
—, lophodonte Molaren 130.
Dinotherien, Vergrößerung der unteren Schneidezähne 123.
Dinotheriidae 122, 195.
Diplacodonfauna, Fundorte 21.
Diplobune 164.
—, Hand und Fuß 152.
— Quercyi 166.
Diplocynodon 49.
Diplocynodontidae 49.
Diplodocus 1, 45.
Diprotodon 123, 219.
— australe 42, 43, 44.
—, das größte fossile Beuteltier 35.
—, Fundplätze in Australien 25.
Diprotodontia 40, 41, 42, 43.
Docodon 49.
Doedicurus 100, 110, 111, 114, 115.
— clavicaudatus 100, 111.
Dolichorhinus 252.
— hyognathus 253.
Dorcatherium, Eckzahn als Waffe 151.
— Naui 171.
Dromatheriiden 26.
Dromatherium 26, 43.
Dromedar, nordamerikanischer Herkunft 170.
—, Zeit der Einführung in Nordafrika 169, 170, 171.
Dryopithecus Fontani 266.
Dugong 213, 216, 217, 218.
—, Stoßzähne 123.
Duplicidentata 120.

Echidna 35.
Ectoconus 145.
Ectoloph 222.
— der Huftiermolaren 130.
Edelhirsch, plesiometacarpal 153.
—, Phylogenie des Geweihes 179, 180.
Eichhörnchen in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
Eiszeitmensch, Tierzeichnungen desselben 12.
Einhorn 243, 244.
Eiszeittiere, in der Steppe verendet 6.
Elasmotheriinae 122, 243, 244.
Elasmotherium sibiricum 240, 243, 246.
Elaphus 175.
Elche 177, 179.
Elefant 121.
—, Form der Backenzähne 124, 125.
—, Gliedmaßenbau 138, 139, 140.
Elefanten, afrikanische, suchen Sterbeplätze auf 209.
—, Größenverhältnis von Hand und Fuß 139, 140.
—, Radius kräftiger als Ulna 141.
—, Surrakrankheit 275.
—, Verlust der Prämolaren 124.
—, Verkümmerung der unteren Stoßzähne 123.
—, Zahnwechsel 124, 200.
Elefantenmolar, polylophodont 131.
Elephantidae 122.
Elephas antiquus 204.
— —, Molarenbau 205, 206.
— Columbi 198, 204, 207, 208.
— — in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
— creticus 204.
— cypriotes 204.
— Falconeri 204.
— imperator 207.
— jolensis 204.
— melitensis 204.
— meridionalis 203, 204, 205, 206.
— —, hypsodonte Backenzahnform 124.
— —, Molarenbau 205, 206.
— mnaidriensis 204.
— primigenius, Ahnenreihe 204, 205, 206.
— — aus dem Eisboden Sibiriens 9, 10.
— — — der Erdwachsgrube von Starunia 10.
— —, Jochzahl im letzten oberen Molaren 200.
— —, Molarenbau 206, 207.
— —, Unterkiefer 199.
— priscus 205.
— trogontherii 204, 205, 206, 207.
— —, Molarenbau 205, 206, 207.
Elch, teleometacarpal 153.
Elotheriidae 121, 154, 155.

Elotherium 155.
Elotherium Calkinsi 154.
Embrithopoda 122, 190, 191.
Enhydris marina 57.
Entelonychia 122, 223, 229, 230.
Entenwal 97.
Entoconid 132.
Entoconulid 132.
Enneodon 49.
Eobasileus 189, 192.
Eobasileusfauna, Fundorte 21.
Eocerus 184.
Eocetus 84.
Eohippus, Fingerlänge 150.
Eohippus 245, 246.
— pernix 136, 137.
— venticolus 246.
Eommanodon 40.
Eomoropus 254.
Eomyinae 120.
Eosiren 215, 216, 217.
Eotherium aegyptiacum 214, 215, 216, 217.
Epiaceratherium 241.
Epidemien 274.
Epigaulus 120.
— Hatcheri 118, 120.
Epihippus 246.
Equidae 122, 234, 235, 244—249.
Equiden, aus Phenacodontiden hervorgegangen 146.
—, lophoselenodonte Molaren 132.
—, Gliedmaßenbau 134, 136, 137, 138.
—, Verkümmerung der Seitenzehen 5.
Equinae 30, 244.
Equus 234, 245, 247, 249, 250.
— caballus, hypsodonte Molaren 124.
—, in der Eiszeit in Nordamerika erloschen 279.
—, Laufkiele 153.
— mosbachensis 268.
— pacificus in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
— stenonis 268.
Erdferkel 116, 117.
Erinaceidae 50, 54.
Erinaceus, Gebiß 126.
Esel, Mal de Calderas 275.
Esthonyx 53.
Euartiodactyla 121, 127, 128, 156.
—, Molarenform 127, 128.
Eucreodi 59, 60, 63, 64, 68.
—, paraxonisch 150.
Eucholoeops externus 104.
Eudiastatus lingulatus 262, 263.
Euelephas 203, 205.
— maximus 203, 205.
Eurhinodelphidae 96, 97.
Eurhinodelphis Cocheteuxi 96, 97.
— longirostris 96.

Faultiere 100, 103.
—, Deutung des vordersten Zahnpaares 102.
Faunen, durch Eruptionen vernichtet 5.
Felidae 63, 64, 70, 71.
Felinae 71, 72.
Felis 71, 72.
— atrox 7.
— concolor 72.
— leo 75.
— — var. Edwardsii 74.
— onça 106.
— spelaea 74.
Felsinotherium 217.
Fibula, Reduktion bei Huftieren 141.
Finwal, Lage der Nasenöffnung 88.
Fische, Zähne 4.
Fissipedia 63, 64, 70.
Fledermäuse 2, 54, 55.
—, angeblich Nachkommen der Pterosaurier 3.
— in Australien 24.
Fleischfressende Beutler 43—47.
Fliegender Hund, Fossil 55, 56.
Flugbeutler, Entstehung aus Phalangeriden 81.
Flugsaurier 1.
—, Aussterben derselben 2.
—, angeblich Ahnen der Fledermäuse 3.
Flußpferde 121.
—, geographische Verbreitung 159.
—, Eckzähne 124.
—, wehrhafte Tiere 135.
—, primitiver Gliedmaßenbau 140.
—, in der Eiszeit Europas 160.
Fossilwerdung 4, 12, 13.

Fuchs, ältester 80.
Furchenwale 91, 92.
Fußwurzelknochen, in Bogenform angeordnet bei Huftieren 141.

Gazellen 121, 183, 281.
—, digitigrad 141.
—, Form der Backenzähne 125.
—, Gliedmaßenbau 134, 140.
Gazellinae 121, 183.
Galliaetatus 117.
Ganodonta 100, 101.
Garzonia 41.
Gebißformel 122.
Gelasmodon gracile 161, 162.
Gelocinae 121, 171.
Gelocus 171.
— communis 170.
Gemsen 183.
Geniohyus 190.
Geotrygon montana 273.
Gibbone 265.
Giraffidae 121, 180.
Giraffinae 121, 180, 181.
Glattwale 91, 92.
Gliedmaßengelenke, Befestigung derselben 141.
Gliedmaßenskelett, seine morphologische Bedeutung 5.
Glossina oligocena 275.
— morsitans 275.
Glossotherium 107.
Glyptodon 100, 110, 111, 115.
— clavipes 111.
— reticulatum 110
Glyptodonten, Fundplätze in den Pampas 24.
Glyptodontidae 111—115.
Glyptodontiden, Aussterben 115.
Glyptotheriumfauna, Fundorte 22.
Goldmulle 50, 54.
Gonotelma 161.
Gravigraden, Beckenform 103.
—, Deutung des vordersten Zahnpaares 102.
—, erhaltene Fellreste in argentinischen Höhlen 10, 11.
—, Fundplätze in den Pampas 24.
Gravigraden in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
—, Zeitpunkt ihres Erlöschens 23.
Grauwal, kalifornischer 91.
Greifschwanzaffen 262.
Griffelbeine 142.
Griphopithecus 267.
Grizzlybär 78.
Guanolager, fossile 25.
Gürteltiere 100, 114.
Grypotherium Darwini 108.
— domesticum 10, 11, 102, 103, 105—107.
— —, Fellreste 10, 11.

Hadropithecus 259.
Halbaffen 254.
Haizahnwale 82, 92, 93, 280.
Halicore 213, 216, 217, 218.
Halicoridae 122, 213—215.
—, Ausbildung von Stoßzähnen 123.
Halitherium Schinzi 15, 216, 217.
Handwurzelknochen, in Bogenform angeordnet bei Huftieren 141.
Hapale penicillata 262.
Hapalidae 262.
Hapalodectes 64.
Hapalops 103, 104.
Haploconus 145.
Haplomeryx 168.
Harpagolestes 64.
Hasen 120.
Haushund, Herkunft 80.
Hauspferd, Blütezeit in der Gegenwart 4.
Hausratte 273.
Hausrind, Primigeniusrasse 184.
—, Brachycerosrasse 185.
Hegetotheriidae 122, 223, 224.
Hegetotherium 224. 225,
— mirabile 226.
Helaletes 236.
Helicophora 184.
Helladotherium 181.
Hemiacodon 258.
Hemicyon 80.
Hemiganus 101.
Hemimastodon crepusculi 200.
Hemimeryx 161.

Henricoosbornia 225.
Henricoosborniidae 224.
Heptodon 236.
Herpestes mungo 273.
Herrentiere, Blütezeit 4.
Hexaprotodon 160.
Hipparion 247, 249, 251.
— mediterraneum, Arm 220.
— —, Rekonstruktion 251.
— minus 249.
Hipparionen, von Asien nach Europa gelangt 278, 279.
Hippidium 245, 248.
Hippopotamidae 121, 156, 159, 160.
—, geographische Verbreitung 159.
Hippopotamus minutus 159.
—, primitiver Gliedmaßenbau 140.
Hippotraginae 121, 184.
Hirsch 121.
Hirsche, Abwurfstangen von Nagetieren benagt 177.
—, Außenpfeiler in den Molaren 129.
—, Gliedmaßenbau 134.
—, Phylogenie des Geweihes 179.
Höckerzahntypus 130.
Höhlenbär 74, 76, 78.
—, ohne Zutun des Menschen erloschen 277.
—, Krankheiten 78.
Höhlenhyäne 42, 75.
Höhlenlöwe 74.
—, ohne Zutun des Menschen erloschen 277.
Hohlhornträger 182—187.
—, Blütezeit 4.
Homalodontotheriidae 122, 230.
Homalodontotherium Segoviae 231.
Hominidae 254.
Homo heidelbergensis 267, 268.
— primigenius 267, 268.
Homunculus patagonicus 260, 262.
Hoplophoneus primaevus 72
Hoplophorus 110, 115.
Huftiere, Eckzähne 124.
—, Gebiß 122.
—, mesaxonische Typen 134.
—, paraxonische Typen 134.
—, Phylogenie der Gliedmaßen 133.
Hunde 63, 64, 78, 79, 80.
—, Einwanderung in Südamerika 23.
Hundsaffen 259, 262, 263, 265.
Hyaemoschus 172.
—, Eckzahn als Waffe 151.
—, Tarsus 153.
Hyaena spelaea 75.
— striata 75.
— crocuta 75.
Hyaenarctos 78.
Hyaenidae 63, 64, 70.
Hyaenodictis 64.
Hyaenodon 61.
— leptorhynchus 66.
Hyaenodontidae 60—67, 279
Hyaenodontiden, nächstverwandt mit den Walen 82.
Hyaenodontinae 66.
Hyänen 58, 63, 64, 70.
—, Brechscherengebiß 75.
Hyänenhorste aus der Eiszeit 75.
Hydrochoerus, hyperlophodonte Molaren 200.
— tarijensis 200.
Hylobates 265.
Hyoboops 161.
Hyopsodontidae 51, 53, 54, 143.
Hyopsodus paulus 51.
Hyotherium 158.
Hyperdichobune nobilis 127, 128.
Hyperhippidium 248.
Hyperleptus 104.
Hyperleptus garzonianus 106.
Hyperlophodontie 200.
Hyperoodon 97.
Hypertragulidae 121, 171, 172.
Hypisodus 181.
— minimus 182.
Hypoconifera 121, 127—129, 154.
Hypoconifera, Molarenformen 127, 128.
Hypocon 54, 126.
Hypoconid 132.
Hypoconulid 132, 133.
Hypohippus 245, 246.
— equinus 136, 137.
Hypolophid 132.
Hypselodontie 125.
Hypsodonte Backenzähne 124, 125.

Hyrachyus, Ectoloph in den oberen Molaren 130.
Hyracidae 122, 190.
Hyracodon 241.
Hyracoidea 122, 189, 190.
—, Gliedmaßenbau 134.
Hyracodontinae 122, 238.
Hyracodon nebrascense 237, 238.
Hyracotherium 244—247, 251.
— priscidens 242.
Hyracotheriinae 30, 244.
—, Molarentypus 129.
Hyrachyus 235.
Hyracoidea, Stellung im System 31.
Hyracotheriinae 30.
Hyracotherium 147, 251.

Ichthyosaurier, Aussterben 3.
Ictitherium, angeblich Ahnen der Delphine 3.
—, 75, 76.
Igel 50.
—, Gebiß 126.
—, zweiwurzeliger Eckzahn 49.
Indrodon 52.
Infektionskrankheiten 274.
Inia 95. 96,
Inuus 263.
Insectivoren, älteste 50.
Insektenfresser, älteste 50.
—, Beziehungen zu den mesozoischen Säugetieren 26.
Interatheriidae 122, 223, 224.
Interatherium robustum 224, 225.
Ischiorhynchus 96.
Ischyromyinae 120.
Ischyromys 120.
Isotemnidae 122, 229, 230.
Isotemnus 229.
Issiodoromyinae 120.

Jochzahl der Elefantenmolaren 131, 205—207.
Jochzahntypus 130.

Kamel 121.
Kamele in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
Kamele in historischer Zeit nach Afrika gelangt 169—171.
—, Surrakrankheit 275.
Känguruh, fossil in Australien 23.
Kaninchen in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
Kanonenbein 142.
— der Paarhufer 134.
Karoomys 26, 44.
Katzen 58, 63, 64, 70, 71.
—, Einwanderung in Südamerika 23.
Kekenodon 84. 85,
Klippschliefer 189, 190.
— aus dem Alttertiär Ägyptens 18.
—, Gliedmaßenbau 134.
—, Stellung im System 31.
Knochen, Erhaltungszustand, fossiler 5.
—, fossile, werden in China als Heilmittel verwendet 17.
—, —, ihr Erhaltungszustand 12—14.
Koprolithenlager, fossile 25.
Krallenaffen 262.
Kurtodon 44, 48, 49.

Lama 169.
Lamantin 213—216, 218.
—, Gebiß 122.
Lambdaconus 149.
Lambdotherium 251.
Lambdotheriumfauna, Fundorte 21.
Landraubtiere, Blütezeit in der Gegenwart 4.
Laodon 49.
Laufkiele 141.
Lemuren 259.
Lemuridae 255. 259,
Lemuroidea 254.
Leontinia 230.
— Gaudryi 230.
Leontiniidae 122, 229.
Leptaceratherium 241.
Leptauchenia 165, 167.
— decora 167.
Leptaucheniafauna, Fundorte 21.
Leptictidae 50, 54.
Leptictis 50.
Leptobos 187.
Leptocladus 44, 49.

Leptomeryx 172.
— Evansi 173.
Leptotragulinae 30.
Lestodon 107.
Libypithecus Markgrafi 263, 265.
Limnocyon verus 67, 68.
Limnocyoninae 67.
Listriodon 158.
Litopterna 106, 122, 143, 219, 232.
—, sekundäre Schmelzpfeiler in den Molaren 129.
—, stammen von Bunolitopternidae ab 149.
Lophiodon 235, 236.
—, Ectoloph in den oberen Molaren 130.
Lophiodonter Molarenbau 235.
Lophiodontinae 122, 235, 236.
Lophiotherium 246, 247, 278.
— cervulum 247.
Lophobunodonter Molarentypus 129.
Lophodonter Molarentypus 129, 130, 131, 132.
Lophoselenodonter Molarentypus 129, 132.
Lophocetus 96.
Loxodon 203, 205.
— africanum 203, 205.
— antiquum 204.
— priscum 205.
Loxolophodon 189.
Löwe, Brechscherenzähne 59.
— in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.

Macacus 263.
Machairodonten, einseitige Spezialisierung des Gebisses 57.
Machairodontinae 67, 71, 72.
Machairodus 72—74.
— palmidens 72.
Machairoides 67.
Macrauchenia 106.
— patagonica 233.
Macraucheniidae 122, 149, 233.
Macrochirifer 92.
Macrotherium 254, 257.
Makake 262.
Maladie de coit 275.
Mal de Calderas 275.
Mammut, Ahnenreihe 204—207.
— aus dem Eisboden Sibiriens an der Kolyma-Beresowka 9, 10.
— — der Erdwachsgrube von Starunia 10.
Mammut, Degeneration in Europa vor dem Aussterben 210.
—, Fettbuckel 210.
— in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
—, Jochzahlen der Molaren 131, 206, 207.
—, Jochzahl im letzten oberen Molaren 200.
—, Molarenbau 206, 207.
—, nicht vom Eiszeitmenschen ausgerottet 277.
—, ohne Zutun des Menschen erloschen 277.
—, Rekonstruktion 208.
—, Unterkiefer 199.
—, Vorkommen und Häufigkeit 208.
—, Zeichnungen des Eiszeitmenschen 12.
—, Zwergformen 211.
Mammutreste, als Riesenknochen gedeutet 209, 210.
Manatherium 218.
Manatidae 122, 214, 215, 218.
Manatus 213—216, 218.
—, Gebiß 122.
Manidae 116, 117.
Marder 63, 64, 77.
Marsupialier, Verwandtschaftsgrad mit den Placentaliern 27.
Mastodon americanum 197, 201, 203.
— —, brachyodonte Molaren 124.
— Borsoni 201.
— tapiroide 201.
Mastodonten, polybunodonte Formen 130.
Maultiere, Surrakrankheit 275.
Maulwürfe 50.
Mäuse, auf Inseln des pazifischen Ozeans 23.
—, Einwanderung in Australien 23.
— in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
Mazama 172.
— nemorivaga 173.
Megaceros euryceros 122, 175, 179.
— hibernicus 177, 178.

Megachiroptera 55, 56.
Megacerops 252, 255. 256.
— Marshi 255.
— tichoceras 252.
Megaladapis 259.
— Edwardsi 260.
Megalohyrax 190.
Megalonychidae 103, 104.
Megalonyx 100, 101.
— Jeffersoni 104, 105.
Megalosaurus 1.
Megatheriinae 108.
Megatherium 100, 103, 108.
— americanum 108.
—, Fundplätze in den Pampas 24.
Meninatherium 241.
Meniscotheriidae 121, 142, 148.
Meniscotherium 148.
— terraerubrae 149.
Menodus rumelicus 249.
Menschen 254, 267, 268.
Mensch, Einwanderung nach Australien 23.
Menschenhand, verglichen mit der Hand von Phenacodus 133.
Menschenskelette in der Asche von Pompeji 5, 6.
Merychippus 247, 248, 250.
Merycochoerusfauna, Fundorte 22.
Merycodus coronatus 182.
— necatus 182.
Merycopotamus 161.
Merycops 161.
Mesaxonie bei Carnivoren und Ungulaten 138.
Mesoconid 132.
Mesohippus 246—248, 250.
— acutidens 248.
— celer 136, 137.
Mesonychidae 63, 64.
Mesonyx 64.
— obtusidens 65.
Mesopithecus pentelicus 263, 264.
Mesoplodon 98.
Mesosiren Dolloi 215, 216.
Mesostyl 129.
Metachiromys 260.
Metacon 126.
Metaconid 126, 132.
Metaconulus 127.
Metacordylodon 51.
Metaloph 222.
— der Huftiermolaren 130.
Metalophid 132.
Metamynodon 238, 240.
— planifrons 238.
Metapodien 141.
—, Verschiebung bei Paarhufern 152.
Metastyl 129.
Metaxytherium 217.
—, polybunodont 130.
Metolbodotes 52.
Meerkatzen 262.
Meerkrokodile, Aussterben 3.
Miacidae 62, 63, 68, 76.
Miacinae 63, 64, 68, 77.
Miacis 69.
Microbunodon 161.
Microconodon 26, 44.
Microlestes 37.
— antiquus 25.
— Moorei 25.
— rhaeticus 25.
Microselenodon 161.
Microsyops 52.
Microzeuglodon 85.
Microzeuglodontidae 86.
Mioclaenidae 121, 142, 143.
Mioclaeniden, vielleicht Ahnen der Paarhufer 138.
Mioclaenus, Molarenform 147.
—, turgidus 144, 145.
Miohippus 137.
— anceps 136.
Miosiren 216.
Mioziphius belgicus 98.
Mischtypen bei Ungulatenmolaren 132.
Mixodectes 51, 52.
— pungens 52.
Mixodectidae 51—54.
Mixohyrax 190.
Mixtotherium cuspidatum 165, 166.
Moeripithecus 261.
Moeritheriidae 122.
Moeritherium 191, 193, 194, 196, 197.
— Lyonsi 194.

Molaren, differente Funktion bei den Ungulaten 129, 130.
Molaren der Huftiere, Wurzelzahlen 125.
Molarisierung der Prämolaren bei Huftieren 125.
Molariforme Prämolaren 238.
Monodaktylie, funktionelle 152.
Monodon 83, 95, 96.
Monotremen 35.
Moropus 254.
Morphippus 227, 228.
— imbricatus 228.
Mosasaurier, angeblich Ahnen der Bartenwale 3.
Mosasaurier 1.
—, Aussterben derselben 2.
Moschinae 121, 172, 174.
Moschus 174.
Moschushirsche 172, 174.
Moschusochsen 183.
Multituberculata 35.
Multituberkulärer Zahntypus 41.
Mungo 273.
Muntjakhirsche 172, 174, 175.
Muriden, mit dem Menschen in Australien eingewandert 24.
Mus decumanus 273.
— rattus 273.
Mustelidae 63, 64, 77.
Mylagaulinae 120.
Mylagaulus 120.
Mylodon 100, 103, 105, 107, 108.
—, Fundplätze in den Pampas 24.
— robustum 107, 109.
Mylodontinae 105.
Myogale 50.
Myrmecophaga, Gliedmaßenbau 103.
Myrmecophagidae 100, 103, 108, 114.
Mystacoceti 81, 82, 88—90, 91, 92.
—, Stellung im System 32, 33.

Nachjoch der Huftiermolaren 130.
Naganakrankheit 275.
Nagetiere, Bewegung der Unterkiefer 124.
—, benagen Abwurfstangen von Hirschen 177.
—, Blütezeit in der Gegenwart 4.
—, Einwanderung in Südamerika 23.
Nagetiere, Zeitpunkt ihrer Abtrennung 54.
Narwal 83, 95, 96.
Nashorn 121.
Nashornleiche aus der Erdwachsgrube von Starunia 10.
—, Femur 144.
—, Form der Backenzähne 125.
Nashörner 237—244.
—, Blütezeit und Niedergang 4.
— aus dem Eisboden Sibiriens 10.
—, Molarenform, verglichen mit Coryphodon 131.
—, Trochanter tertius 144.
—, wehrhafte Tiere 135.
—, wollhaariges, ohne Zutun des Menschen erloschen 277.
Necrodasypus galliae 116.
Necrogymnurus 50.
Necrolemur 258, 260.
— antiquus 260.
Necrolestes 50, 54.
Necromanis 116.
Neobalaena 90.
Neobunodontia 121, 156, 157, 158, 159.
Neohipparion 247.
— Whitneyi 136, 137.
Neohippus 245, 248, 278.
Neomeris 99.
Neopithecus 267.
Neoplagiaulax 37.
Neosqualodon 93.
Neotraginae 121, 183.
Nesodon 228.
— imbricatum 227, 229.
— Sullivani, sekundär plantigrad 140.
Nesodontidae 122, 227.
Nimravus gomphodus 72.
Notharctidae 255, 257.
Notharctus 255, 257, 258.
— nunienus 258.
— uintensis 258.
Nothotherium 25.
Notohippidae 122, 225, 227.
Notohippus 227.
Notopithecidae 122, 223, 227.
Notoprotogonia 149.
Notostylopidae 122, 229.
Notostylops 229.

Notostylopsfauna 24.
Notoungulata 122, 219.
—, Gebiß 222.
—, Form der Schneidezähne 123.
Nyctitherium 50.

Octodontidae 111.
Odontoceten, sekundäre, Erhöhung der Zahnzahl 49.
Odontoceti 81.
—, Stellung im System 32, 33.
Ohrenrobben 81.
Oioceros 183.
Okapia 181.
Olbodotes 51, 52.
Oligobunodonte Molaren der Schweine 157.
Oligobunodonter Molarentypus 130.
Oligolophodonte Molarentypen 131.
Omomys 258.
Onohippidium 106, 248.
Onychodectes 101.
Oodectes 69.
Opossumratte, Gebiß 38.
Orca 99.
— Semseyi 95.
Ordnungen der Huftiere, Verschiedenwertigkeit 143.
Oreodon 167.
Oreodonfauna, Fundorte 21.
Oreodontidae 121, 165, 166, 167.
Oreodontiden, Daumenrudiment 152.
Oreodontinae 121, 165, 167.
Oreopithecus 263.
Ornithodesmus 1.
Ornithorhynchus 35.
Orohippus 246, 250.
— agilis 136, 137.
Orohippusfauna, Fundorte 21.
Orycteropodidae 116, 117.
Orycteropus Gaudryi 116.
Otariidae 81.
Othnielmarshia 225.
Otocyon, Zahnzahl 49.
Ovibovinae 121, 183.
Ovicaprinae 121, 183.
Oxacron Courtoisi 127, 128.
Oxyaena 61, 67, 68.
Oxyaenidae 62, 63, 65, 67, 68.
Oxyaeninae 67.
Oxyaenodon 67.
Oxyclaenidae 63, 64.

Paarhufer 121, 127, 128, 129, 130, 150—187.
—, Blütezeit in der Gegenwart 4.
—, Gliedmaßenbau 151, 152, 153, 154.
—, Herkunft 138.
—, Kanonenbein 134.
—, Kanonenbein wirkt physiologisch monodaktyl 135.
—, Kieferbewegung 151.
—, Übernahme der Eckzahnfunktion durch Prämolaren 124.
Paarzeher, Stellung im System 31.
Pachyacanthus 91, 92.
Pachyaena 64.
Pachyhyrax 190.
Pachynolophus 246, 247, 278.
Pachyostose 215.
Pachyrukhos 224.
— Mojani 226.
Palaearctonyx 69.
Palaeictops 50.
Palaeochoerus 157, 158.
Palaeohippidae 245, 278.
Palaeomastodon 193, 196, 197.
— Beadnelli 197.
—, Gebißformel 123.
— Wintoni 199.
Palaeomastodontidae 122.
Palaeomeryx 175.
— eminens 175.
Palaeonictis 68.
Palaeophocaena Andrussowi 99.
Palaeopithecus 265.
Palaeopropithecus 259.
Palaeoreas 184.
Palaeoryx 184.
Palaeoryctes puercensis 54, 55.
Palaeosyopinae 122, 251, 252.
Palaeosyops 252.
—, bunoselenodont 132.
—, Molarentypus 129, 132.
— Leidyi 253.
— maior 252.

Palaeotheriinae 30, 244.
Palaeotherium 246, 248, 278.
Palaeotragus 181.
Palaeoziphius 98.
Panochthus 100, 110, 115.
Pantolambda 190.
— bathmodon 145, 146, 147.
— cavirictus 146.
—, Molarenform 147.
—, Trochanter tertius 146.
Pantolambdafauna, Fundorte 21.
Pantolambdidae 121, 142, 143, 145, 146.
Pantolambidae, Stammgruppe der Amblypoden 145.
Pantolestes 52.
Pantolestidae 52, 54.
Pantostylopidae 224.
Pantostylops 225.
Pantotheria 44, 48, 49.
Panzerfische, Aussterben 3.
Papuaschwein 24.
Paracon 126.
Paraconid 132.
—, fehlt den bunodonten Ungulaten 132.
Parailurus 78.
Parahippus 247.
Paraliosiren 216.
Paramylodon 107.
— nebrascense 7.
Paramys 120.
— delicatus 119.
Parapithecus Fraasi 261.
Parastyl 129.
Paraxonie bei Ungulaten und Carnivoren 138.
Paraxonischer Gliedmaßenbau 64.
Patriocetidae 89, 91.
Patriocetus Denggi 89.
— Ehrlichi 82, 87, 88, 89, 90.
—, Stellung im System 32.
Patriofelis 67, 68.
— ferox 68.
Paurodon 49.
Paurodontidae 49.
Paviane 262.
Peltephilus ferox 114.
Pelycodus 255, 257, 258.
— frugivorus 258.
Peracerasfauna, Fundorte 22.
Peramus 44, 49.
Peraspalax 44, 49.
Peralestes 44.
Permanentes Gebiß 124.
Periptychidae 121, 142, 145, 147.
Periptychus 147.
—, Bau des Astragalus 146.
Perissodactyla 122, 143, 234—254.
—, Stellung im System 31.
Perissodactylen, Form des vorletzten unteren Milchbackenzahns 125.
Pferde 121, 151, 244—249, 281.
—, Blütezeit und Niedergang 4.
—, digitigrad 141.
—, durch die Surra getötet 275.
—, Form der Backenzähne 124, 125.
—, in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
—, Gliedmaßenbau 134, 136, 137, 138.
—, Mal de Calderas 275.
—, sekundäre Schmelzpfeiler in den Molaren 129.
—, trochanter tertius 144.
—, Verkümmerung der Seitenzehen 5.
—, Zeichnungen des Eiszeitmenschen 12.
Pferdehand, phylogenetische Entwicklung 136, 137, 138.
Phacochoerus, Backenzähne 157.
Phalangeridae 42.
Phascolestes 44, 49.
Phascolomyidae 42, 43.
Phascolotherium 44, 45.
Phenacodontiden, Stellung im System 31, 32.
Phenacodontidae 121, 142, 146, 147, 232.
Phenacodus 147, 265.
— primaevus 148.
— —, Gliedmaßenbau 133.
—, phylogenetische Bedeutung 146.
Phlaocyon leucosteus 78, 79.
Phoca vindobonensis 81.
Phocaena 99.

Phocaenidae 99.
Phocidae 81.
Physeter 95.
Physeteridae 94, 95.
—, systematische Stellung 30.
Physeteriden 280, 281.
—, angeblich Nachkommen der Plesiosaurier 3.
Physeterula 30.
— Dubusii 95.
Pinnipedier 80, 81.
—, Zeitpunkt ihrer Abtrennung von den Landraubtieren 57.
Pithanodelphis 99.
Pithecanthropus erectus 18, 261, 267.
Plagiaulaciden 37.
Plagiaulacidae 41, 44.
Plagiaulax 37, 44.
Plagiolophus 248, 278.
Plantigrade Huftiere 137.
Platanista 95, 96.
—, gangetica, blind 96.
Platychoeropus 53.
Platyrrhine Affen 260.
Plesiadapidae 54.
Plesiadapis 256.
Plesiodimylus 51.
Plesiosaurier, angeblich Ahnen der Pottwale 3.
—, Aussterben derselben 2.
Plesiocetus 92.
Plesiometacarpale Rudimente 153.
Pleuraspidotheriidae 121, 142, 148.
Pleuraspidotherium 149.
Pleurocoelodon 229.
Pliauchenia 170.
Pliohippus 245, 248, 250.
Pliohyrax 190.
Pliopithecus 265.
Poëbrotheriinae 30.
Poëbrotherium Wilsoni 169.
Polybunodonte Molaren der Schweine 157.
Polybunodonter Molarentypus 130.
Polycladus Sedgwickii 177, 179.
Polydolopidae 39.
Polydolops Thomasi 40.
Polylophodonte Proboscidiermolaren 198, 199, 200, 201, 203, 204, 205, 206, 207.
Polylophodonter Molarentypus 131.
Polyprotodontier, Zahnwechsel 47.
Polymastodon 39, 40.
— taoense 39.
Polymastodonfauna, Fundorte 21.
Polymastodontiden 39.
Polyprotodontia 43, 44, 45, 46, 47.
Pontistes 96.
Pontivaga 96.
Pontoplanodes 96.
Pontoporia 83, 95, 96.
Pottwale 94, 95, 280.
—, angeblich Nachkommen der Plesiosaurier 3.
—, Stellung im System 30.
Postfossette der Nashornmolaren 131, 240, 244.
Praeaceratherium 241.
— Filholi 242.
Praefossette der Nashornmolaren 131, 240, 244.
Präriewolf in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
Prämolaren der Huftiere, ursprünglich formverschieden von den Molaren 124.
Priacodon 45.
Primaten, Blütezeit in der Gegenwart 4.
—, Zeit ihrer Abspaltung 54.
Priodon giganteum 100, 112.
—, Zahnzahl 49.
Priscodelphinus 96.
Proadiantus 234.
Proboscidea 122, 143, 191—213.
—, Gliedmaßenbau 138, 139, 140.
—, Stellung im System 31.
—, Vergrößerung der Schneidezähne 123.
—, Zahnwechsel 124.
Procamelus 170.
— bactrianus 170.
Procamelusfauna, Fundorte 22.
Procavia capensis 189.
— shoana 189.
— syriaca 189.
Procervus variabilis 175, 176.
Procladosictis 45.

Procyonidae 60, 63, 64, 70, 78.
Prodamaliscus 184.
Progenetta incerta 76.
Proglires 51.
Prohyracodon 241.
Proinia 96.
Promerycochoerus 165, 167.
Promerycochoerusfauna, Fundorte 22.
Prominatherium dalmatinum 162.
Pronycticebus 255.
Propachynolophus 245, 246.
Propalaeochoerus 158.
Propalaeotherium 246, 278.
Prophyseter Dolloi 94, 95.
Proplanodus 232.
Propolymastodon Carolo-Ameghinoi 40.
Propliopithecus Haeckeli 265, 266.
Propterodon 279.
Proptychinae 120.
Prosimiae 254.
Prosqualodon australe 86, 88, 89.
—, Bindeglied zwischen Urwalen und Zahnwalen 32.
Protaceratherium 241.
Protadapis 256.
Protagriochoerus 166, 167.
Protapirus 235, 237.
—, Ectoloph in den oberen Molaren 130.
— obliquidens 236.
Proterotherium 234.
Proterotheriidae 46, 122, 233, 234.
—, Beziehungen zu Bunolitopternidae 149.
—, aus Protungulaten hervorgegangen 138.
—, Gliedmaßenbau 134, 138.
—, Verkümmerung der Seitenzehen 5.
Prothylacynus patagonicus 45, 46, 47.
Protoceras 121, 174, 175.
— celer 175.
—, Eckzahn als Waffe 151.
Protocerasfauna, Fundorte 21.
Protoceratiden, Eckzähne 124.
—, Molarentypus 129.
Protoceratinae 121, 172, 174, 175.
Protocetus atavus 66, 83, 84, 85, 86.
Protoconid 132.
Protoconulus 127.
Protohippus 247.
— pernix 136.
Protohippusfauna, Fundorte 22.
Protolabinae 30.
Protolabis 170.
Protoloph 222.
— der Huftiermolaren 130.
Protomeryx 170.
Protophocaena 99.
Protorohippus 246, 250.
Protosiren 216.
Protosorex 50.
Prototherium 216, 217.
Protragelaphus 184.
Protragocerus 184.
Protungulata 121, 142, 143.
Protungulaten 281.
— als Stammgruppe 33.
—, Einwanderung in Südamerika 23.
—, gemeinsame Merkmale 143.
—, Zeitpunkt ihrer Abspaltung 54.
—, Reste der Opponierbarkeit von Daumen und Großzehe 133.
Prothylacynus 23, 24.
Protylopus Petersoni 169.
Protypotherium australe 223, 224, 225.
Proviverra 65.
Proviverrinae 65.
Pseudamphimeryx 168.
— Renevieri 127, 128.
Pseudobos 183.
Pseudocreodi 59, 60, 63, 64, 65.
—, mesaxonisch 150.
—, mesaxonischer Gliedmaßenbau 70.
Pseudolestodon 107.
Pseudotraginae 121, 184.
Psittacotherium multifragum 101.
Pteranodon 1.
Pterodon 66.
Pterosaurier, angeblich Ahnen der Fledermäuse 3.
—, Aussterben derselben 2.
Ptilodus gracilis 37, 38.
Ptolemaia 52.
Pyrotheria 122, 219, 220, 221.
Pyrotherium Sorondoi 218.

Pyrotherium, lophodonte Molaren 130.
— Romeri 220, 221.
Pyrotheriumfauna 24.
Pyrotheriidae 122.

Quadrangulärer Molarentypus 128, 131.
Quadrituberkulärer Molarentypus 131, 132.
Querjoche der Huftiermolaren 130.

Rangifer tarandus (Ren) 180.
— —, teleometacarpal 153.
Ratten, Konkurrenzkämpfe 273.
Raubbeutler 45.
Raubdinosaurier 1.
Raubtiere, Einwanderung in Südamerika 23, 219.
—, Zahnwechsel 47.
—, Herkunft von den Insektenfressern 58.
Raubvögel in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
Reh, fossil in der Pikermifauna 175.
—, Handbau 136.
—, Phylogenie des Geweihs 179.
—, teleometacarpal 153.
Ren, teleometacarpal 153.
—, Weibchen, geweihtragend 180.
Reißzähne 59.
Reptilien, Ursachen ihres Aussterbens am Ende der Kreidezeit 3.
—, Zähne 4.
Rhachianectes 91.
Rhaghatherium 162.
Rhinocerinae 122, 240—243.
Rhinoceros 234, 241, 242.
— antiquitatis aus der Erdwachsgrube von Starunia 10.
— — s. unter Coelodonta antiquitatis.
—, Außenpfeiler in den Molaren 129.
— etruscus 268.
— Merckii s. unter Coelodonta Merckii.
— Molarentypus 129.
— pachygnathus, Arm 220.
— —, Molar 240.
— simus 243.
— tichorhinus 240.
Rhinocerotidae 122, 234, 235, 237—244.
Rhinocerotiden, aus Phenacodontiden hervorgegangen 146.
—, Spezialisation des Gliedmaßenbaues 138.
—, stufenweise Spezialisation der Molaren 131, 240.
Rhinocerotoider Molarenbau 235.
Rhynchippus 227.
Rhytiodinae 217.
Rhytiodus 217.
Rhytina Stelleri 216, 218.
Riesenfaultiere 103.
Riesengürteltier 100, 112.
—, Zahnzahl 49.
Riesenhirsch 122, 175, 177, 178, 179.
Riesenwolf in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
Rinder 281.
Rinderpest 274.
Rippen, geringer morphologischer Wert derselben 5.
Robben 80, 81, 280.
—, Herkunft von den Bären 81.
Rotspießhirsch, teleometacarpal 153.
Ruminantia 151.
Rupicaprinae 121, 183.
Rüsseltiere aus dem Alttertiär Ägyptens 18.
—, Gliedmaßenbau 138, 139, 140.
—, Stellung im System 31.
—, Vergrößerung der Schneidezähne 123.

Saghatheriidae 122, 190.
Saghatherium 190.
Samotherium 181.
— Boissieri 181.
Santa-Cruz-Fauna 24.
Sarcophilus 274.
Saurodelphis 96.
Säbelzahntiger, Einwanderung in Südamerika 23.
— in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
Scaldicetus 93, 94, 95.
— patagonicus 93.
Scelidotherium 100, 105.
— leptocephalum 106.

Schafe 183.
—, Surrakrankheit 275.
Scaldicetus 30.
Schädel, Bau desselben als Unterscheidungsmerkmal 5.
Säbelzahntiger 71.
Säugetiere, Zeit ihrer Entstehung 27.
Scheldewal 94.
Schimpanse 259, 266.
Schizotherium 254.
Schlankaffen 262.
Schnabeligel 4.
Schnabeltier 4.
Schnabelwale 95, 96, 97, 98, 280.
Schuppentiere 116, 117,
Schwein, Eckzahn als Waffe 151.
—, Form der Backenzähne 125.
—, Handskelett 134.
—, polybunodont 130.
Schweine, Eckzähne 124.
—, Mal de Calderas 275.
—, wehrhafte Tiere 135.
Seitenzehen, werden bei Ungulaten funktionslos 141.
Sekundärpfeiler in Backenzähnen 235.
Selenodonter Molarentypus, Funktion 151.
Selenodonte Paarhufer, Blütezeit in der Gegenwart 150.
Selenodonter Molarentypus 129, 130, 131.
Selenodontia 121, 165—187.

Seehunde 81.
Seekuh 121.
Seekühe 280.
—, Ausbildung von Stoßzähnen 123.
— aus dem Alttertiär Ägyptens 18.
—, erstes Auftreten 2.
—, Stellung im System 31.
—, Zahnwechsel 124.
Seeotter 57.
Semidigitigrad 144.
Semidigitigrader Gliedmaßentypus 141.
Semiplantigrader Gliedmaßenbau 144.
Semnopithecus 263.
Simplicidentata 120.
Sinopa 66.
Sirenia 122, 213—218.
Sirenia, Stellung im System 31.
Sirenen 121.
— aus dem Alttertiär Ägyptens 18.
—, erstes Auftreten 2.
—, polybunodonte Formen 130.
—, Verlust der Prämolaren 124.
—, Zahnwechsel 124.
Sivatheriinae 121, 180, 181.
Sivatherium 121.
— giganteum 181.
Siwalikfanua, Fundorte 16, 17.
Smilodectes 52.
Smilodon 71, 72, 73. 115.
— californicum 72.
— — in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
— neogaeum 73, 74.
Soricidae 50, 54.
Spalacotherium 44.
Spitzmäuse 50.
Spitzzahnwale 95, 96, 97.
Squaloceti 82, 86, 99.
Squalodon 92, 93, 94.
— bariense 92.
Squalodontidae 82, 92, 99.
Squalodontiden 280.
Stachelschweine 120.
Stammgruppen 33.
Stegodon 199, 203, 204.
— Airawana 199.
— insigne 204.
Stegocephalen, Aussterben 3.
Stegotherium 112, 114.
Stellersche Seekuh 216, 218.
Stereognathus 44.
Steppenelch 177.
Steppenwolf in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
Streifenhyäne 75.
Stummelaffen 262.
Stylacodon 49.
Stylinodon 102.
Stylodon 44, 49.
Suidae 121, 156, 157, 158, 159.
—, Gebiß 157.
Suider Typus der Proboscidiermolaren 197, 198.
Surrakrankheit 275.

Sus, erstes Auftreten im Unterpliozän 159.
— erymanthius 157.
—, Eckzahn als Waffe 151.
—, polybunodont 130.
Südelefant 203, 204, 205, 206.
Symborodon 252.
Syndyoceras 174, 175.
Synoplotherium 64.
Systemodon 237.

Taligrada 142.
Talonid 41, 126, 132.
Talpa 50
Talpidae 50, 54.
Tapir, Funktion der Backenzähne 202.
Tapire, Blütezeit und Niedergang 4.
—, Molarenform verglichen mit Coryphodon 131.
—, Trochanter tertius 144.
Tapiridae 122, 234, 235.
Tapirinae 122, 236, 237.
Tapiroider Molarenbau 235.
— Typus der Proboscidiermolaren 197, 198.
Tapirulus hyracinus 168.
Tapirus 237.
—, Molarentypus 129.
— sinensis 237.
Tarsiidae 255.
Tarsius 259.
Tatusia 114.
Teleoceras 242, 244.
— fossiger 245.
Teleometacarpale Rudimente 153.
Telmatodon 161.
Telmatotherium cultridens, Gebiß 126.
Tetrabelodon 197, 198, 200, 201, 202, 203.
— andium 202.
— angustidens 197, 201, 202.
— —, Arm 220.
— arvernense 198, 201, 203, 204.
— crepusculi 200.
— dinotherioide 197, 202.
— Humboldti 202.
— latidens 203.
Tetrabelodon longirostre 201.
—, polybunodont 130.
— productum 202.
— pygmaeum 200.
Tetraceros 184.
Tetraclaenodon 147, 148, 245.
— puercense 148.
Tetraprotodon amphibium 160.
Teutomanis franconica 117.
Theosodon Lydekkeri 232, 233.
Thereutherium 67.
Theridomyinae 120.
Theriodontier, Beziehungen zu den Säugetieren 26.
Thinocyon 68.
Thoatherien, Gliedmaßenbau 134, 138.
Thoatherium 234.
Thoatherium, Laufkiele 153.
Thriisodontidae 63, 64.
Thylacoleo 25.
— carnifex 42.
Thylacynus 23, 45, 46, 274.
Ticholeptus breviceps 167, 168.
Ticholeptusfauna, Fundorte 22.
Tigris Edwardsiana 74.
Tillodontidae 52, 53, 54.
Tillotherium fodiens 53.
Tinodon 45.
Titanotheriidae 122, 126, 235, 249—253.
—, sekundäre Schmelzpfeiler in den Molaren 129.
Titanotheriiden, aus Phenacodontiden hervorgegangen 146.
—, Molarentypus 132.
Titanotheriinae 122, 252, 253.
Titanotherium 121, 252.
— ingens 254.
—, Hypoconulid in den unteren Molaren 133.
Titanotheriumfauna, Fundorte 21.
Torfmoore, Säugetierreste 6.
Toxodon 228.
— platense 227.
Toxodontia 122, 223, 226, 228.
Toxodontidae 122, 228.
Toxodontotherium 228.
Tragelaphinae 121, 184.
Tragoreas 184.

Tragulidae 121, 172, 171.
Tragulinae 121, 171.
Tragulus 171, 172.
Tarsus 153.
Trampeltier 170.
Triacanthodon 45.
Triangulärer Molarentypus 128.
Tribolodon 26, 44.
Trichechidae 81.
Triconodon 44, 45.
— serrula 38.
Triconodontidae 44, 45.
Triglyphus 25, 26, 36, 37.
Trigodon 228.
— Gaudryi 229.
Trigonias, das älteste Nashorn Nordamerikas 241.
Trigonias Osborni, Handbau 135.
Trigonid 132.
Trigonodonter Zahntypus 125.
Trigonostylops 231.
Trigonostylopidae 122, 231.
Tritemnodon agile 66.
Trituberculata 48.
Trituberkulärer Zahntypus 41, 125.
Tritylodon 25, 26, 36, 37, 39.
— longaevum 35.
Trochanter tertius 144.
Trugratten 111.
Trypanosoma Brucei 275.
— equinum 275.
— equiperdum 275.
Tsetsefliege, fossil in Nordamerika 275.
Tuberkulosektorialer Zahntypus 41.
Tüpfelhyäne 75.
Typotheria 122, 223, 226, 227.
Typotheriidae 122, 224.
Typotherium 224, 227.
Tyrannosaurus 1.

Uintacyon 69.
Uintatherium 189, 191.
—, Gliedmaßenbau 139, 140.
— mirabile 191.
Uintatheriumfauna, Fundorte 21.
Ulna, Reduktion bei Huftieren 141.
Ungulata vera 149.
Ungulaten, Stammgruppe derselben 121.
Unguligraden 235.
Unpaarhufer, Blütezeit in der Gegenwart 4.
—, Niedergang in der Gegenwart 4.
—, vorletzter unterer Milchbackenzahn 125.
Unpaarzeher, Stellung im System 31..
Ur 184, 185.
Ursavus 77.
Ursidae 60, 63, 64, 68, 70, 77, 78.
Ursus americanus 77.
— amplidens 77.
— arctos 76, 78.
— arvernensis 78, 268.
— Deningeri 78, 268.
— etruscus 78.
— spelaeus 76, 78.
Urwale 87, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 99, 280.
—, Stellung im System 32, 33.
Verknöcheln der Fingergelenke, durch Laufkiele verhindert 141.
Verstauchen der Gelenke 141.
Versteinerung fossiler Knochen 13.
Viverravinae 63, 64, 69, 70.
Viverravus 69.
Viverridae 63, 64, 69, 76, 77.
Vorjoch der Huftiermolaren 130.
Vögel, in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea verendet 6.
Vulkanische Katastrophen 6, 8, 19.
— — in der Tertiärzeit Südamerikas 24.
— — — Nordamerika zur Eozänzeit 19.
Vulpavus 69.
— profectus 69.

Waldelch 177, 180.
Wale 280.
— aus dem Alttertiär Ägyptens 18.
—, Erhaltungszustand ihrer Reste im Miozän von Antwerpen 13.
—, erstes Auftreten 2.
Walreste im belgischen Tertiär 15.
Walrosse 81.
Wanderratte 273.
Waschbären 60, 63, 64, 70, 78.
Washakius 258.
Wasserraubtiere 80, 81.
Weißwal 83, 95, 96.

Wickelbär 58.
Wiederkäuer, Anpassungen an die Nahrungsweise 151.
—, sekundäre Schmelzpfeiler in den Molaren 129.
Wildrinder 184, 185.
Wildschafe 183.
Wirbel, morphologischer Wert derselben 5.
Wisent 185, 186, 187, 188.
—, degeneriert 276.
— in der Erdwachsfalle des Rancho La Brea 7.
Wisentleichen im Eisboden Sibiriens 10.
Wolf 61.
Wölfe, erscheinen zum ersten Male in der Eiszeit 80.
Wombate 42, 43.
Wynyardia 42.

Xenarthra, Einwanderung in Südamerika 23.
Xenarthren, Fortsetzung des Jochbogens 111, 155.
Xenotherium 54.
Xiphodon 168.
Xiphodontidae 121, 165, 167, 168.

Zahnwale 81.
—, sekundäre Erhöhung der Zahnzahl 49.
—, Stellung im System 32, 33.
Zalambdodonta 54.
Zähne, fossile, Erhaltungszustand 13, 14.
—, —, werden in China als Heilmittel verwendet 17.
—, ihr Wert für die systematische Bestimmung 4.
Zementausfüllung in den Kronen der Nashornmolaren 240.
Zement, sekundäre Entstehung in den Kronen der Nashornmolaren 131, 240.
Zeuglodon 84, 85, 86, 88.
— Isis 84.
— Osiris 85.
Zibethkatzen 63, 64, 69, 76.
— im europäischen Tertiär 76.
Ziegen 183.
—, Surrakrankheit 275.
Ziphiidae 95, 96, 97, 98.
Ziphiiden 280, 281.
—, Reduktion des Gebisses 97.
Ziphiodelphis Abeli 96.
Zwergelefanten der Mittelmeerinseln 204.

Verzeichnis der abgebildeten Gattungen und Arten.

Die Ziffern bedeuten die Nummern der Figuren.

Abderites crassiramis, Unterkiefer 16.
Adapis parisiensis, Schädel 232.
Aceratherium lemanense, Molar 207.
— tridactylum, Schädel 208.
Achyrodon, Unterkiefer 20.
Agriocetus austriacus, Schädel 52.
Agorophius pygmaeus, Schädel 48.
Agriochoerus maior, Hinterfuß 121.
Alces palmatus, Schädel 136.
Amblotherium, Unterkiefer 20.
Amphilestes Broderipii, Unterkiefer 23.
—, Unterkiefer 20.
Amphitherium, Unterkiefer 20.
Anacodon ursidens, obere Backenzähne 37.
Anaptomorphus homunculus, Schädel 235.
— —, Gebiß 236.
Anchilophus, Molar 216.
Anchitherium aurelianense, Molar 87, 90, 216.
Ancodus leptorhynchus, Schädel 116.
Anoplotherium commune, Schädel 118.
—, Handwurzel 117.
Anthracotherium karense, Molaren 111.
— magnum, Schädel 112.
Anthropops perfectus, Unterkiefer 242.
Apterodon macrognathum, Schädel 34.
Archaeolemur Majori, Schädel 239.
Archaeopteropus transiens, Skelett 28.
Arctotherium yukonense, Schädel 43.
Arsinoitherium Zitteli, Schädel und Gebiß 150.
Athrodon, Oberkiefer 20.
Barytherium grave, Unterkiefer 152.
Bathyopsis fissidens, Unterkiefer 147.
—, Molar 146.
Bison bison, Schädel 142.
— latifrons, Hörner 142.
— occidentalis, Skelett 143.
Blastomeryx advena, Skelett 131.
— gemmifer, Hand und Fuß 129.
— primus, Schädel 130.
Bolodon, Oberkiefer 20.
Bos primigenius, Schädel 141.
Bothriogenys Fraasi, Schädel 116.
Brachyodus brachyrhynchus, Schädel 116.
— Pilgrimi, Molar 114.
— strategus, Molar 115.
Brachyostracon cylindricum, Rückenpanzer 76, 77.
Cadurcotherium Nouleti, obere Backenzähne 205.
Caenotherium laticurvatum, Molar 89.
— Filholi, Schädel 107.
— spec., Molar 89.
Calamodon simplex, Unterkiefer 62.
Canis lupus, Gebiß 29.
Cebochoerus minor, Unterkiefer 109.
Centetes, Gebiß 88.
Ceratogaulus rhinocerus, Schädel 86.
Cetotherium Rathkei, Schädel 53.
Choneziphius planirostris, Schädel 59.
Coelodonta antiquitatis, Kadaver 4.
— —, Schädel 206.
— —, Molar 207.
— —, Rekonstruktion 211.
Conacodon entoconum, Gebiß 98.

Cervalces americanus, Schädel 135.
Cervus elaphus, Schädel 135.
Coryphodon hamatum, Schädel 144.
—, Hand und Fuß 95.
—, Molar 146.
—, oberer und unterer Molar 91.
— teste, Schädel 145.

Dacrytherium ovinum, Molar 89.
Deltatherium fundaminis, Backenzähne 30.
Desmostylus hesperus, Schädel 174.
— —, Molar 173.
Dichobune leporina, Molar 89.
Dichodon cuspidatum, Molar 89.
Didelphis, Gebiß 88.
Dinictis squalidens, Schädel 39.
Dinohyus Hollandi, Rekonstruktion 106.
Dinotherium giganteum, Schädel 153.
Diplobune Quercyi, Gebiß, Unterkiefer, Hand und Fuß 119.
Diprotodon australe, Schädel 18.
— —, Hand und Fuß 19.
Doedicurus clavicaudatus, Rekonstruktion 75.
Dolichorhinus hyognathus, Schädel 227.
Dorcatherium Naui, Schädel 128.
Dryopithecus Fontani, Unterkiefer 247, 248.

Elasmotherium sibiricum, Molaren 207, 214.
Elephas antiquus, Molar 169.
— Columbi, Skelett 156.
— —, Molar 172.
—, Hand und Fuß 95.
— meridionalis, Molar 87, 168.
— primigenius, Kadaver 3.
— —, Unterkiefer 157.
— —, Molar 171.
— —, Rekonstruktion 166.
— trogontherii, Molar 170.
Elotherium Calkinsi, Schädel 105.
Eobasileus, Schädelrekonstruktion 149.
Eohippus pernix, Hand 94.
— venticolus, Schädel und Zähne 215.
Eosiren, Beckenrudiment 179.
Eotherium aegyptiacum, Schädel 175.
— —, Becken 179.
Epigaulus Hatcheri, Schädel 83.
— —, Skelett 84.
Equus caballus, Molar 87.
—, Habitusbild 222.
— spec., Schädel 221.
Erinaceus, Gebiß 88.
Eucholoeops externus, Unterkiefer 65.
Eudiastatus lingulatus, Unterkiefer 243.
Euelephas maximus, Molar 167.
Eurhinodelphis Cocheteuxi, Skelett 58.

Felis concolor, Schädel 39.
— spelaea, Schädel 41.

Gelasmodon gracile, Unterkiefer 113.
Gelocus communis, Hinterfuß 127.
Glyptodon clavipes, Skelett 74.
— reticulatum, Gebiß 73.
— spec., Schädel 79.
Grypotherium Darwini, Schädel 71.
— domesticum, Fellrest 5.
— —, Haut 63.

Halicore dugong, Beckenrudiment 179.
— tabernaculi, Beckenrudiment 179.
Halitherium Schinzi, Beckenrudimente 177, 179.
— —, Skelett 178.
Hapalops spec., Skelett 64.
Hegetotherium mirabile, Schädel 187.
Hipparion mediterraneum, Arm 181.
— —, Rekonstruktion 223.
— minus, Schädel 220.
Hippopotamus minutus, Molaren 110.
Homalodontotherium Segoviae, Schädel und Hand 195.
Homo heidelbergensis, Unterkiefer 249.
— primigenius, Schädel 250.
Homunculus patagonicus, Schädel und Unterkiefer 241.
Hoplophoneus primaevus, Schädel 39.
Hyaenodon leptorhynchus, Unterkiefer 33.
— spec., Gebiß 29.
Hydrochoerus tarijensis, Backenzähne 158.
Hyopsodus paulus, Schädel 24.
Hyperdichobune nobilis, Molar 89.

Hyperleptus garzonianus, Schädel 68.
Hypisodus minimus, Schädel 139.
Hypohippus equinus, Hand 94.
Hyrachyus, Molar 200.
Hyracodon nebrascense, Skelett 202.
— —, Schädel 203.
— priscidens, obere Backenzähne 209.
Hyracotherium, Molar 90, 216.

Interatherium robustum 186.

Kurtodon, Oberkiefer 20.

Leontinia Gaudryi, Schädel 194.
Leptauchenia decora, Skelett 122.
Leptocladus, Unterkiefer 20.
Leptomeryx Evansi, Schädel 130.
Libypithecus Markgrafi, Schädel 245.
Limnocyon verus, Schädel und Hinterfuß 35.
Lophiodon, Molar 200.
Lophiotherium cervulum, Gebiß 217.
Loxodon africanum, Molar 167.

Macrauchenia patagonica, Schädel 197.
Macrotherium spec., Zehe 231.
Mastodon americanum, Molar 87, 155.
Mazama nemorivaga, Schädel 130.
Megacerops Marshi, Schädel 229.
— robustus, Skelett 230.
— tichoceras, obere Molaren 225.
Megaceros euryceros, Schädel 135.
— hibernicus, Skelett 134.
Megaladapis Edwardsi, Schädel 238.
Megalonyx Jeffersoni, Schädel 67.
— —, Skelett 66.
Meniscotherium terraerubrae, Backenzähne 104.
Merychippus, Molar 218.
—, Rekonstruktion 222.
Merycodus coronatus, Geweih 140.
— necatus, Geweih 140.
Mesohippus, Molar 216.
— acutidens, Schädel 219.
— celer, Hand 94.
Mesonyx obtusidens, Schädel 31.
Mesopithecus pentelicus, Skelett 244.
Mesosiren Dolloi, Backenzähne 176.
Metamynodon planifrons, Schädel 204.
Metaxytherium, Beckenrudiment 179.
Mioclaenus turgidus, Gebiß 96.
Miohippus anceps, Hand 94.
Mioziphius belgicus, Unterkiefer 60.
Mixodectes pungens, Unterkiefer 25.
Mixtotherium cuspidatum, Schädel 120.
Moeritherium Lyonsi, Schädel 151.
Morphippus imbricatus, Gebiß 191.
Mylodon robustum, Schädel, Hand und Fuß 70.
— —, Skelett 72.

Necrodasypus Galliae, Schädel 81.
Necrolemur antiquus, Schädel 237.
Neohipparion Whitneyi, Hand 94.
Nesodon imbricatum, Molar 190.
— —, Schädel 192.
Nimravus gomphodus, Schädel 39.
Notharctus spec., obere Backenzähne 234.
— nunienus, obere Backenzähne 234.

Orohippus, Rekonstruktion 222.
— agilis, Hand 94.
Orycteropus Gaudryi, Schädel 80.
Oxacron Courtoisi, Molar 89.
Oxyaena spec., Gebiß 29.

Pachynolophus, Molar 216.
Pachyrukhos Moyani, Schädel 188.
Palaeomastodon Beadnelli, Schädel 154.
— Wintoni, Unterkiefer 157.
Palaeoryctes puercensis, Schädel 27.
Palaeosyops, Molar 90.
— Leidyi, Schädel 226.
— maior, Molar 224.
Pantolambda, Molar 146.
— bathmodon, Schädel 99.
— cavirictus, Gebiß und Unterkiefer 100.
— —, Hand und Fuß 101.
Paramys delicatus, Skelettrekonstruktion 85.
Parapithecus Fraasi, Unterkiefer 240.
Patriocetus Ehrlichi, Schädel 49, 50.
Patriofelis ferox, Unterkiefer 36.
Peltephilus ferox, Schädel 78.
Pelycodus frugivorus, Unterkiefer 233.
— —, obere Backenzähne 234.

Peralestes, Unterkiefer 20.
Peramus, Unterkiefer 20.
Peraspalax, Unterkiefer 20.
Phacochoerus, Backenzähne 108.
Phascolestes, Unterkiefer 20.
Phascolotherium, Unterkiefer 20.
Phenacodus primaevus, Skelett 92.
— —, Rekonstruktion 102.
Phlaocyon leucosteus, Schädel 44.
Plagiaulax, Unterkiefer 20.
Pliohippus, Rekonstruktion 222.
Poëbrotherium Wilsoni, Schädel 126.
Polycladus Sedgwickii, Schädel 135.
Polydolops Thomasi, Ober- und Unterkiefer 14.
Polymastodon taoense, Schädel 13.
Praeaceratherium Filholi, obere Backenzähne 210.
Procervus variabilis, Geweih 133.
Prophyseter Dolloi, Schnauzenende 56.
Propliopithecus Haeckeli, Unterkiefer 246.
Propolymastodon Carolo-Ameghinoi, Unterkiefer 15.
Prosqualodon australe, Schädel 51.
Protapirus obliquidens, Hand 201.
—, Molar 200.
Proterohippus, Rekonstruktion 222.
Prothylacynus patagonicus, Unterkiefer 22.
— —, Skelett 21.
Protoceras, Molar 90.
— celer, Schädel 132.
Protocetus atavus, Schädel 45.
Protohippus pernix, Hand 94.
Protylopus Petersoni, Schädel 125.
Protypotherium australe, Hand 183.
— —, Fuß 184.
— —, Schädel 185.
Pseudamphimeryx Renevieri, Molar 89.
Psittacotherium multifragum, Schädel 61.
Ptilodus spec., Backenzähne 12.
— gracilis, Schädel 11.
Pyrotherium Romeri, Arm 181.
— —, Fuß 182.
— Sorondoi, Unterkiefer 180.
Rhinoceros, Femur 97.
—, Molar 90.
— pachygnathus, Arm 181.
— —, Molar 240.

Samotherium Boissieri, Schädel 137.
Scaldicetus patagonicus, Schädel 55.
Scelidotherium leptocephalum, Schädel 106.
Sivatherium giganteum, Schädel 138.
Smilodon californicum, Schädel 39.
— neogaeum, Skelett und Rekonstruktion 40.
Spalacotherium, Unterkiefer 20.
Squalodon bariense, Schädel 54.
Stegodon Airawana, Unterkiefer 157.
— Clifti, Molar 162.
— ganesa, Schädel 163.
— insigne, Molar 164.
Stylodon, Unterkiefer 20.
Syndyoceras, Schädel 132.

Tapirulus hyracinus, Schädel 124.
Tapirus, Molar 90.
Teleoceras, Molar 212.
— fossiger, Skelett 213.
Telmatotherium cultridens 88.
Tetrabelodon angustidens, Arm 181.
— —, Molar 155.
— —, Schädel 159.
— arvernense, Schädel 159.
— —, Rekonstruktion 165.
— dinotherioide, Unterkiefer 161.
— longirostre, Schädel 159.
— productum, Schädel 160.
Tetraclaenodon puercense, Backenzähne 103.
Teutomanis franconica, Humerus 82.
Theosodon Lydekkeri, Hinterfuß 196.
— —, Schädel 198.
Thoatherium crepidatum, Hinterfuß 199.
Thylacoleo carnifex, Schädel 17.
Ticholeptus breviceps, Schädel 123.
Tillotherium fodiens, Schädel 26.
Titanotherium ingens, Schädel 228.

Toxodon platense, Molar 190.
Triconodon, Unterkiefer 20.
Trigodon Gaudryi, obere Backenzähne 193.
Trigonias Osborni, Armskelett 93.
Tritemnodon agile, Hand 32.
Tritylodon longaevum, Schädel 9, 10.
Typotherium spec., Molar 190.
— cristatum, Schädel 189.
Uintatherium, Hand und Fuß 95.
— mirabile, Schädel 148.
Ursus arctos, Schädel 42.
— spelaeus, Schädel 42.
Vulpavus profectus, Schädel 38.
Zeuglodon Isis, Schädel 46.
— Osiris, Skelett 47.
Ziphiodelphis Abeli, Schädel 57.

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff) Rudolstadt

Die Abstammungslehre

Zwölf gemeinverständliche Vorträge über Deszendenztheorie im Lichte der neueren Forschung

Gehalten im Winter-Semester 1910/11 im Münchner Verein für Naturkunde

Mit 325 teils farbigen Abbildungen im Text

1911. Preis: 11 Mark, geb. 12 Mark.

Inhalt:

1. **Einleitung in die Abstammungslehre.** Von Geh. Rat Prof. Dr. Richard Hertwig (München).
2. u. 3. **Die Artbildung im Lichte der neueren Erblichkeitslehre.** Von Prof. Dr. Richard Goldschmidt (München).
4. **Können erworbene Eigenschaften vererbt werden?** Von Prof. Dr. Richard Semon (München).
5. **Zuchtversuche zur Abstammungslehre.** Von Privatdoz. Dr. Paul Kammerer (Wien).
6. **Die Stellung der modernen Wissenschaft zu Darwins Auslesetheorie.** Von Prof. Dr. Franz Doflein (München).
7. **Tiergeographie und Abstammungslehre.** Von Prof. Dr. August Brauer (Berlin).
8. **Paläontologie, Systematik und Deszendenzlehre.** Von Dr. Edgard Dacqué (München).
9. **Die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere für die Abstammungslehre.** Von Prof. Dr. O. Abel (Wien).
10. **Die Tatsachen der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte und die Abstammungslehre.** Von Prof. Dr. Otto Maas (München).
11. **Anzeichen einer Stammesentwicklung im Entwicklungsgang und der Bau der Pflanzen.** Von Prof. Dr. Karl Giesenhagen (München).
12. **Die Stellung des Menschen im Naturganzen.** Von Prof. Dr. Hermann Klaatsch (Breslau).

Register.

Der Mensch

Sein Ursprung und seine Entwicklung

In gemeinverständlicher Darstellung

Von

Wilhelm Leche

Professor an der Universität zu Stockholm

(Nach der zweiten schwedischen Auflage)

Mit 369 Abbildungen. **1911. Preis: 7 Mark 50 Pf., geb. 8 Mark 50 Pf.**

Inhalt: Vorwort. 1. Deszendenztheorie. 2. Der Mensch und die Wirbeltiere. Die Ausbildungsstufen der Wirbeltiere. 3. Die Aussage der ausgestorbenen Lebewesen. 4. Der Mensch im Lichte der vergleichenden Anatomie. 5. Das Ergebnis der Embryologie. 6. Die rudimentären Organe des menschlichen Körpers. 7. Das Gehirn. 8. Der Mensch und seine nächsten Verwandten. 9. Die ersten Menschen. 10. Der Affenmensch von Java. — Die Menschheit der Zukunft.

Aus der Natur, 1912. Heft 3:

Als eine „Anthropogenie" kann man dieses Buch bezeichnen und darf es, was die Klarheit und elegante Form der Darstellung anlangt, jenem bekannten Werke E. Haeckels sehr wohl zur Seite stellen. Bei all diesen Erörterungen vermeidet der Verfasser jegliche tendenziöse Mache; er spricht zum Leser lediglich als Forscher. Das Buch, das sich auf jeder Seite als Leistung eines bedeutenden Gelehrten zu erkennen gibt, darf als eine der besten Darstellungen über die Entwicklungsgeschichte des Menschen angesprochen werden. Hervorgehoben sei noch die gediegene Illustrierung, die zahlreiche originelle und selten reproduzierte Bilder enthält.

Natur und Kultur. 9. Jahrg. 4. Heft, vom 15. November 1911:

Gleichwohl stehe ich nicht an, das Buch als das Werk eines durchaus selbstständigen, vornehmen Denkers anzuerkennen, das trotz des monistischen Grundtons nicht aufdringlich tendenziös und agitatorisch wirkt. Anatomie und Physiologie des Menschen sind speziell für den Nichtfachmann in geradezu idealer Weise geboten. Dr. Völler.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Zoologisches Wörterbuch

Erklärung der zoologischen Fachausdrücke

Zum Gebrauch beim Studium zoologischer, anatomischer, entwicklungsgeschichtlicher und naturphilosophischer Werke

verfaßt von

Prof. Dr. **E. Bresslau** und Prof. Dr. **H. E. Ziegler**
in Straßburg i. E. in Stuttgart
unter Mitwirkung von Prof. **J. Eichler** in Stuttgart,
Prof. Dr. **E. Fraas** in Stuttgart, Prof. Dr. **K. Lampert** in Stuttgart,
Dr. **Heinrich Schmidt** in Jena und Dr. **J. Wilhelmi** in Berlin
revidiert und herausgegeben von
Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Stuttgart

Zweite vermehrte und verbesserte Auflage

Mit 595 Abbildungen im Text. (XXI, 737 S. gr. 8°.)

1912. Preis: 18 Mark, geb. 19 Mark.

Die neue Auflage enthält über 5500 Artikel.

Neue Weltanschauung. 1913, Heft 2:

Die gemeinsame Arbeit dieser Herren hat unter der Leitung von Prof. Ziegler ein Werk geschaffen, das des höchsten Lobes würdig ist und das berufen erscheint, der Wissenschaft große Dienste zu leisten. Es erleichtert das Studium selbst schwieriger Fachwerke und macht sie weiteren Kreisen überhaupt erst zugänglich. Möge es auch in seiner neuen Gestalt viele Freunde finden und fleißig benutzt werden. Dr. W. B.

Preußische Lehrerzeitung. 1913:

Jeder, der sich etwas eingehender mit dem Studium der Zoologie beschäftigt hat, wird das Bedürfnis nach einem Wörterbuch empfunden haben, das ihm unbekannte Fachausdrücke sachgemäß und kurz erklärt und vielleicht durch erläuternde Abbildungen dem Verständnis noch näher bringt, als es durch Worte möglich ist. Diesem Zwecke entspricht das vorliegende Zoologische Wörterbuch, das um so wertvoller ist, als auf diejenigen Begriffe, welche der allgemeinen Zoologie und der Deszendenztheorie angehören, besondere Sorgfalt verwandt wurde. Dasselbe gilt auch von den philosophischen Ausdrücken, die in zoologischen Werken gebraucht werden. Daß das Werk einem von so vielen gefühlten Bedürfnis entspricht, ist schon daraus zu erkennen, daß die erste Auflage, die in den Jahren 1907 bis 1910 erschien, wenige Monate nach seiner Vollendung im Buchhandel vergriffen war. Die zweite Auflage kann mit Recht als eine „verbesserte und vermehrte" bezeichnet werden und verdient wegen ihrer Brauchbarkeit und Nützlichkeit angelegentliche Empfehlung. H. V.

Zentralblatt für Biochemie und Biophysik. 1912. 1. Sept.-Heft:

Das vorliegende Wörterbuch darf mit Fug auf äußerste Gründlichkeit Anspruch erheben. Davon gibt schon die Vorrede Kunde, in welcher der leitende Gedanke und der Plan des Ganzen ausführlich dargelegt werden. Es sollten hier in möglichster Vollständigkeit und Präzision außer den wichtigen zoologischen systematischen Fachausdrücken auch alle Termini technici der allgemeinen Zoologie, der Deszendenztheorie und der Biologie aufgeführt werden. Daß diese Aufgabe glänzend erfüllt wurde, lehrt eine Betrachtung des Werkes. Mit großer Sorgfalt wurde jeder Begriff analysiert und die Herausgeber ließen sich auch die Mühe nicht verdrießen, zur Erleichterung des Verständnisses eine möglichst detaillierte etymologische Ableitung der Begriffe zu geben. So finden wir beispielsweise dem Begriffe Kern die Ableitung von etwa 15 Hilfsbegriffen aus dem Lateinischen und Griechischen beigegeben. In solcher Vollständigkeit ist dies bisher bei keinem naturwissenschaftlichen Werke geschehen. Dabei wirkt diese etymologische Zugabe durchaus nicht als Ballast, sondern wird dem Benutzer zur Orientierung und zur Unterstützung des Gedächtnisses höchst willkommen sein. Dasselbe ist von der Auswahl der Abbildungen zu sagen.

Eine Empfehlung dieses Wörterbuches an dieser Stelle rechtfertigt sich damit, daß ja in allen biologischen Forschungen mit Begriffen operiert wird, die dem großen Gebiete der Zoologie und verwandter Gegenstände entlehnt sind, aber vielfach nur tote Begriffe bleiben. Ein Wörterbuch wie das vorliegende, wandelt sie in lebendige Anschaulichkeit. Robert Lewin.

Zentralblatt für Zoologie. Bd. 3, Heft 11:

Es darf genügen, wiederholt darauf hinzuweisen, daß das Buch, das in erster Linie für Laien geschrieben ist, doch auch für wissenschaftliche Kreise gelegentlich als bequemes Nachschlagewerk wird dienen können. Sehr nützlich sind die bei allen Ausdrücken angeführten sprachlichen Herleitungen, über die man sich in der Regel nicht so leicht und einfach unterrichten kann. Schuberg (Berlin).

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
39088007357338